Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра зоологии и ботаники

НЕЙРОБИОЛОГИЯ

Курс лекций

Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2021

УДК 57:611/612(075.8)
ББК 28.7я73
Н38

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 3 от 23.12.2020.

Составитель: доцент кафедры зоологии и ботаники ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент **И.И. Ефременко**

Р е ц е н з е н т ы :
заведующий кафедрой нормальной физиологии УО «ВГМУ»,
кандидат биологических наук, доцент *С.С. Лазуко;*
доцент кафедры экологии и географии ВГУ имени П.М. Машерова,
кандидат биологических наук, доцент *И.А. Литвенкова*

Н38 **Нейробиология :** курс лекций / сост. И.И. Ефременко. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2021. – 312 с.

В курсе лекций изложены современные представления о функции клеток и нервной регуляции, области эволюции и строения нервной системы; основные закономерности и принципы функционирования нервной системы, нейробиологические основы поведения человека и животных, а также о комплексной иерархической регуляции основных видов деятельности организма.

Предназначен для слушателей второй ступени высшего образования (магистратуры) по специальности 1-31 80 01 Биология очной и заочной форм обучения и всех тех, кто интересуется нейробиологией.

УДК 57:611/612(075.8)
ББК 28.7я73

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Нейробиология – это дисциплина, связанная с биологическими исследованиями, направленными на изучение структуры, функций и развития нервной системы в норме и при патологии.

Фундаментальная нейробиология на тканевом уровне предполагает изучение нейронов, глиальных клеток и внеклеточного матрикса. Нейроны – это клетки нервной системы, которые участвуют в обработке информации. Глиальные клетки обеспечивают питание, защиту и структурную поддержку нейронов. Внеклеточный матрикс в головном мозге обеспечивает жизнедеятельность на молекулярном уровне как нейронов, так и глиальных клеток. Специализированный тип глиальных клеток – астроциты – представляют особый интерес для исследователей, т.к. являются самой многочисленной популяцией и осуществляют множество важных функций: поддержание внеклеточного гомеостаза, формирование гематоэнцефалического барьера, запасание гликогена, участвуют в нейрогенезе и синаптогенезе и т.д. Эти клетки и внеклеточный матрикс являются составляющими нервной системы. Исследования в области нейробиологии изучают межнейронные взаимодействия, синаптическую передачу сигнала посредством нейротрансмиттеров, функциональную организацию нервной системы, механизмы обработки информации. Научные исследования филогенеза и ранних этапов онтогенеза нервной системы исследуют процессы формирования нервных клеток, приобретение функций в норме и патологии

Изучается организации афферентной и эфферентной систем высших позвоночных и человека, биомеханизмы высших интегративных и поведенческих функций.

Виды нейробиологии:

1. **Поведенческая нейробиология** – междисциплинарный раздел поведенческой нейробиологии (биологическая психология), изучает как биологические механизмы в центральной нервной системе управляют поведением, обучением и памятью.

2. **Нейробиология развития** – специализированный раздел нейробиологии, которая изучает процессы, способствующие развитию и функционированию мозга. Все начинается с нескольких специализированных эмбриональных клеток, которые трансформируются в нервную систему. Специалисты изучают, как эти клетки изменяются, прежде чем сформировать функциональную нервную систему. Такие исследования могут улучшить понимание механизмов развития некоторых неврологических расстройств.

3. **Молекулярная биология** – изучает нейроанатомию на молекулярном уровне и то, как молекулярные взаимодействия способствуют работе нервной системы, а также влияние генетики на развитие нейронов и молекулярную основу нейропластичности и нейродегенеративных заболеваний.

4. Нейробиология зависимости – специализированный раздел нейробиологии, который изучает механизмы нарушений нейронных связей при развитии зависимости. Исследования с использованием нейровизуализации играют важную роль в понимании ключевых изменений в мозге человека, которые способствуют развитию зависимости.

5. Нейробиология старения – специализированный раздел нейробиологии, изучающий процессы физиологического старения мозга, основное внимание уделяется механизмам изменений нервной системы с возрастом или заболеваниям, связанным с возрастом, такими как эпилепсия, болезнь Альцгеймера и возрастное нарушение памяти. В данных исследованиях уделяют внимание изменениям в синаптических связях по мере отмирания нейронов, влиянию эндокринной системы и электролитов, в частности кальция, как на нормальное старение мозга, так и при нейродегенеративных заболеваниях.

6. Нейробиология тревожных расстройств – изучает изменения в активности нейронов, нейроэндокринной системы и нейротрансмиттеров при тревоге и депрессии. В первую очередь ученых интересуют те области мозга, в которых происходят наибольшие изменения. Данные исследования способствуют разработке эффективных методов лечения и профилактики тревожных расстройств.

7. Нейробиология аутизма – с пециализированный раздел нейробиологии, изучающий факторы развития нервной системы, которые способствуют возникновению расстройств аутистического спектра (РАС). Исследования направлены на генетические механизмы, процессы развития мозга и взаимосвязь между нейроанатомическими областями мозга, связанные с возникновением аутизма.

8. Нейробиология психических расстройств – исследователи в этой области стремятся понять роль нейротрансмиттеров в формировании психических расстройств с применением методов молекулярной генетики. Одна из проблем, с которой исследователи сталкиваются при изучении этой области – это отсутствие пациентов для группы контроля, которые в настоящее время не принимают психотропные препараты при рецидиве заболевания.

9. Нейробиология биполярного расстройства – специализированный раздел нейробиологии и исследований психических расстройств. Сложный характер колебаний биполярного расстройства между манией и депрессией затрудняет для исследователей выявление его причин. Исследователи изучают связи головного мозга и системы нейротрансмиттеров, которые способствуют развитию этого заболевания.

10. Нейробиология психических травм – исследователи в этой области изучают взаимосвязи различных областей мозга с эндокринными и нейромедиаторными реакциями на травмирующее воздействие. Эти эффекты изучаются в краткосрочной и долгосрочной перспективе на молекулярном, клеточном и поведенческом уровнях. Исследования в этой области

пересекаются с нейробиологией развития при детских травмах или негативном детском опыте (НДО).

11. Нейробиология сна – изучает функции нервной системы, задействованные в процессах сна и бодрствования, генетические и поведенческие факторы, регулирующие сон. Открытия в этой области способствуют пониманию и лечению нарушений циркадных ритмов и сна.

История развития нейробиологии

Современная история развития нейробиологии как науки началась с цепочки открытий на рубеже 19–20 веков:

1. Представители и сторонники основанной в первой половине XIX века Й.-П. Мюллером немецкой школы физиологии (Г. фон Гельмгольц, К. Людвиг, Л. Герман, Э. Дюбуа-Реймон, Ю. Бернштейн, К. Бернар и пр.) смогли доказать электрический характер передаваемых нервными волокнами сигналов.
2. Ю. Бернштейн в 1902 году предложил мембранную теорию, описывающую возбуждение нервной ткани, где определяющая роль отводилась ионам калия.
3. Его современник Е. Овертон в том же году открыл, что натрий необходим для генерации возбуждения в нерве. Но современники не оценили по достоинству работ Овертона.
4. К. Бернар и Э.Дюбуа-Реймон предположили, что мозговые сигналы передаются через химические вещества.
5. Российский ученый В.Ю.Чаговец чуть раньше опубликования мембранной теории Бернштейна выдвинул в 1896 году собственную ионную теорию возникновения биоэлектрических явлений. Он также экспериментально подтвердил, что электрический ток оказывает раздражающее физико-химическое действие.
6. У истоков электроэнцефалографии стоял В.В. Правдич-Неминский, который в 1913 году смог впервые зафиксировать с поверхности черепа собаки электрическую активность е е мозга. А первую запись человеческой электроэнцефалограммы удалось сделать в 1928 году австрийскому психиатру Г. Бергеру.
7. В исследованиях Э.Хаксли, А.Ходжкина и К.Коула были раскрыты механизмы возбудимости нейронов на клеточном и молекулярном уровне. Первый в 1939 году смог измерить, как при возбуждении мембраны гигантских аксонов кальмара меняется е е ионная проводимость.
8. В 60-е годы в институте физиологии АН УССР под руководством ак. П.Костюка были впервые зарегистрированы ионные токи в момент возбуждения мембран нейронов позвоночных и беспозвоночных животных.

Затем история развития нейробиологии пополнилась открытием многих компонентов, принимающих участие в процессе внутриклеточной сигнализации: фосфатазы; киназы; ферменты, участвующие в синтезе вторичных посредников; многочисленные G-белки и другие.

Нейробиологические методы исследования

Нейробиологические методы исследования –это методы исследования функций центральной нервной системы и функциональных состояний мозга.

Функции центральной нервной системы изучают с использованием классических для общей физиологии и специальных методов.

Метод раздражения. Заключается в том, что на определенные структуры ЦНС наносят раздражение электрическим током или химическими веществами. Электрическая стимуляция мозга осуществляется через введенные в мозг электроды в «острых» опытах на животных или во время хирургических операций на мозге у человека. У человека электрическая стимуляция мозга применяется для изучения связи между психическими процессами и функциями и отделами мозга. Так, например, можно изучать физиологические основы речи, памяти, эмоций.

Метод раздражения различных участков ЦНС электрическим током обычно выполняется с использованием стереотаксической техники. Она предусматривает введение электродов в мозг человека или животного в строго определенные его участки и на определенную глубину через отверстия, просверленные в черепе.

В лабораторных и клинических условиях используется метод микрополяризации, т.е. пропускание слабого постоянного тока через отдельные участки коры головного мозга. При этом электроды прикладываются к поверхности черепа в области стимуляции. Локальная микрополяризация не разрушает ткань мозга, а лишь оказывает влияние на сдвиги потенциала коры в стимулируемом участке, поэтому она может быть использована в психофизиологических исследованиях. Клиническим вариантом этого метода является электронаркоз, широко применяемый в акушерстве для лечения слабости родовой деятельности.

При изучении механизма действия различных химических веществ на нейроны мозга, в том числе наркотиков в опытах на животных, используется введение этих веществ через специальную канюлю в соответствующие участки мозга.

Методы удаления (экстирпации) и ***разрушения*** (повреждения) определенных участков центральной нервной системы для установления их функций в обеспечении поведения – один из наиболее старых и распространенных методов изучения физиологических основ поведения. В ряде случаев эти методы применяют в клинических условиях с лечебной целью, т.е. по медицинским показаниям. Нередко разрушение структур мозга, перерезка отдельных путей выполняется с использованием стереотаксической техники. Разрушающее вмешательство может осуществляться путем:

- пропускания постоянного тока (электролитическое разрушение) или тока высокой частоты через введенные в соответствующие участки мозга электроды,

- путем хирургического удаления ткани скальпелем или отсасыванием с помощью специального вакуумного насоса,
- путем химических разрушений с помощью специальных препаратов. В России этот метод нашел применение в клинике академика Н.П. Бехтеревой при лечении ряда форм патологии ЦНС, в том числе при болезни Паркинсона. В последние годы с лечебными целями в клинике проводится разделение полушарий путем рассечения межполушарной связки, т.е. мозолистого тела (коллозиотомия).

Методы регистрации электрической активности структур мозга широко используются при исследовании функций ЦНС и ее высших отделов – коры больших полушарий. В этом аспекте используют разнообразные методы, в том числе методы внутриклеточного и внеклеточного отведения электрической активности отдельных нейронов, а также методы внеклеточного отведения суммарной электрической активности мозга (например, метод энцефалографии, или ЭЭГ).

Методы исследования рефлекторной деятельности спинного и головного мозга представляют собой наиболее важные методы физиологических наблюдений и клинических исследований. В зависимости от целей исследований изучают проявление различных безусловных рефлексов (например, при изучении общих свойств ЦНС) или осуществляют выработку условных рефлексов при исследовании работы коры больших полушарий. Так, изучая на лягушках защитный сгибательный рефлекс, возникающий при погружении лапки животного в раствор кислоты, И.М. Сеченов открыл наличие процессов торможения в ЦНС, а А.А. Ухтомский, исследуя рефлекторную деятельность двигательной коры у кошек, открыл явление доминанты – одного из важнейших свойств ЦНС.

Морфологические (включая гистологические, гисто- и цитохимические, электронно-микроскопические), биохимические, биофизические, радиоизотопные, радиоиммунологические и другие методы исследования широко используются при изучении физиологии ЦНС, а также ее отдельных систем – вегетативных, сенсорных, двигательных и интеллектуальных.

Методы регистрации электрической активности структур мозга. С развитием электрофизиологии эти методы активно и широко используются при исследовании функции ЦНС и ее высших отделов – коры больших полушарий. Здесь используют разнообразные методы:

- методы внутриклеточного (микроэлектродная техника, метод сахарозного мостика);
- внеклеточного отведения электрической активности отдельных нейронов;
- методы внеклеточного отведения суммарной электрической активности мозга (например, метод энцефалографии, или ЭЭГ).

Исследование биоэлектрических процессов в клетках, сохраняющих все свои связи в мозге, позволяет сопоставлять особенности их активности

с результатами психолоических проб, с одной стороны, и с интегративными физиологическими показателями (ЭЭГ, ВП, ЭМГ и др.) – с другой. Это о важно, потому что одной из задач изучения работы мозга является нахождение такого метода, который позволил бы гармонически сочетать тончайший анализ в изучении деталей его работы с исследованием интегральных функций. Знание законов функционирования отдельных нейронов, конечно, совершенно необходимо, но это только одна сторона в изучении функционирования мозга, не вскрывающая, однако, законов работы мозга как целостной функциональной системы.

Методы оценки состояния вегетативной нервной системы. Большая часть методик основана на исследовании проявления различных вегетативных рефлексов.

При оценке кожных рефлексов исследуют пиломоторный рефлекс, или рефлекс «гусиной кожи», потовые рефлексы (аспириновая проба, пилокарпиновая проба, проба Минора, исследование кожно-гальванического рефлекса).

При оценке сосудистых рефлексов исследуется местный дермографизм и болевой дермографизм.

При оценке зрачковых рефлексов исследуют прямую и содружественную реакцию зрачков на свет, реакции зрачков при конвергенции (или схождение глазных яблок), при аккомодации, т.е. при рассматривании предмета вблизи, реакцию на боль.

При оценке висцеральных рефлексов исследуют глазо-сердечный рефлекс Данини-Ашнера, клиностатический рефлекс Даниелополу и ортостатический рефлекс Превеля, рефлекс Геринга. ***Методы оценки состояния двигательных систем мозга.*** В физиологических наблюдениях и в клинической практике для оценки состояния двигательных систем мозга исследуют двигательные функции. Для этих целей у человека оцениваются:

- объем и сила произвольных движений;
- мышечный тонус;
- проявление нормальных безусловных двигательных рефлексов (корнеальный, коньюктивальный, глоточный, небный, брюшные рефлексы, сухожильные рефлексы, в том числе бицепс-рефлекс, трицепс-рефлекс, коленный рефлекс, ахиллов рефлекс);
- наличие патологических безусловных рефлексов (рефлексы Бабинского, Оппенгейма, Гордона, Шеффера, Россолимо, Бехтерева, Жуковского и др.);
- наличие синкинезий (содружественные движения, возникающие в парализованных конечностях);
- наличие клонусов (длительные сокращения мышц);
- проявление защитных рефлексов;

• функциональное состояние двигательных ядер черепно-мозговых нервов – глазодвигательного, блокового, тройничного, отводящего, лицевого, языкоглоточного, блуждающего, добавочного и подъязычного;

• функциональное состояние вестибулярных ядер, красного ядра, ретикулярной формации ствола мозга, мозжечка, базальных ганглиев и двигательной коры больших полушарий;

• для оценки состояния мозжечка и связанных с ним стволовых образований исследуют способность к поддержанию равновесия и выполнения сложнокоординированных движений, для чего применяют различные пробы (Ромберга, пальценосовую пробу, пяточно-коленную пробу, диадохокинез);

• для оценки состояния двигательной коры больших полушарий проверяют наличие явлений апраксии (моторной, конструктивной, идеомоторной);

• для оценки состояния двигательных систем мозга также применяют различные электрофизиологические и миографические методы, включая элетромиографию и ЭЭГ.

Методы оценки состояния сенсорных систем мозга. При исследовании зрительной сенсорной системы используются методы оценки рефракции и ее нарушений, субъективные методы определения остроты зрения (по таблицам Д.А. Сивцева,), а также различные объективные методы (скиаскопический метод, метод регистрации оптокинетического нистагма и другие варианты), оценка наличия астигматизма (например, с помощью кератоскопа Плячидо), определение аккомодационной способности хрусталика.

Используются методы оценки полей зрения и наличия скотом (например, объемная периметрия по Форстеру, метод плоскостной периметрии, или кампиметрии), исследование цветового зрения, оценка бинокулярного зрения и скрытого косоглазия, оценка внутриглазного давления.

Для оценки состояния слухового анализатора используются методы речевой, тональной (с помощью аудиометров) и камертональной (проба Ринне и проба Вебера с использованием камертонов) аудиометрии, проводится оценка бинаурального слуха.

Состояние вестибулярного анализатора оценивается с помощью таких функциональных проб как вращательная проба (например, в кресле Барани), проба Ромберга, проба на походку, проба на нистагм.

При исследовании состояния тактильной сенсорной системы оценивается простая тактильная чувствительность, в том числе чувство прикосновения, давления и вибрации, а также сложная тактильная чувствительность, в том числе чувство локализации, дискриминационная чувствительность (эстезиометрия), двумерно-пространственное чувство и трехмерно-пространственное чувство (стереогнозис).

Для оценки состояния ноцицептивной (болевой) и температурной сенсорных систем изучают соответственно болевую и температурную

чувствительность различных участков кожи путем нанесения болевых и температурных раздражений.

Для оценки состояния проприоцептивной сенсорной системы исследуют мышечно-суставную чувствительность, или глубокую чувствительность, субъективными и объективными (например, с использованием кинематометра Жуковского) методами.

Для оценки состояния вкусового анализатора определяют вкусовую чувствительность, в том числе по абсолютным порогам чувствительности к сладким, горьким, соленым и кислым веществам (на различных участках языка).

Для оценки состояния обонятельной сенсорной системы определяют обонятельную чувствительность, в том числе остроту обоняния (с помощью ольфактометра) по минимальному количеству пахучего вещества, вызывающего ощущение запаха.

Методы исследования ВНД. В экспериментальной физиологии, в физиологических наблюдениях для оценки состояния ВНД используют следующие методы:

- метод условных рефлексов
- разнообразные инструментальные и неинструментальные методики, в том числе электроэнцефалография (ЭЭГ) и ее варианты, магнитоэнцефалография, компьютерная томография,
- методы регистрации электрической активности кожи, или кожно-гальванической реакции (КГР),
- методы регистрации работы отдельных систем и органов,
- методы тестов, корректурных проб и специализированных опросников,
- метод моделирования.
- применяется ряд методических приемов, позволяющих охарактеризовать отдельные свойства нервной системы, в том числе, такие как функциональная подвижность, или лабильность (определение критической частоты слияния световых мельканий, или КЧМС, теппинг-тест).

Метод условных рефлексов предложен И.П. Павловым. Он позволяет исследовать разнообразные аспекты ВНД, в том числе способность к выработке условных рефлексов, включая положительные и отрицательные, т.е. выработку внутреннего торможения. Благодаря методу условных рефлексов были установлены основные закономерности работы первой и второй сигнальных систем, изучены механизмы формирования условных рефлексов, внутреннего торможения, исследованы процессы анализа и синтеза, а также явлений иррадиации и концентрации процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий. Именно с помощью метода условных рефлексовИ.П. Павлову удалось дать характеристику основных свойств нервной системы и тем самым объективизировать выделение основных типов ВНД. В современной нейрофизиологии метод условных рефлексов применяется в комплексе с другими методами при исследовании механизмов обучения,

становления и развития адаптивного поведения, способствуя тем самым более полному представлению о протекающих в мозге физиологических процессах. В клинической практике метод условных рефлексов используется в диагностических и лечебных целях.

Электроэнцефалография – это метод регистрации и анализа биоэлектрической активности мозга.

Регулярная электрическая активность мозга может быть зафиксирована уже у плода и прекращается только со смертью. Даже при глубокой коме и наркозе наблюдается особая характерная картина мозговых волн.

Условия регистрации и способы анализа ЭЭГ следующие. В стационарный комплекс для регистрации ЭЭГ и ряда других физиологических показателей входят звукоизолирующая экранированная камера, оборудованное место для испытуемого, многоканальные усилители, регистрирующая аппаратура (чернилопишущий энцефалограф, многоканальный магнитофон). Обычно используется от восьми до 16 каналов регистрации ЭЭГ от различных участков поверхности черепа одновременно. Анализ ЭЭГ осуществляется как визуально, так и с помощью ЭВМ. В последнем случае необходимо специальное программное обеспечение.

Компьютерная томография мозга (КТМ) проводится с использованием томографа или специализированного нейротомографа. Она позволяет прижизненно получить точные и детальные изображения изменений плотности мозгового вещества человека на основе применения рентгеновского излучения и компьютерной обработки результатов анализа. Компьютерная томография мозга позволяет определить местоположение опухоли, получить представления о распределении регионального мозгового кровотока и интенсивности обмена веществ в различных структурах головного мозга. О высокой разрешающей способности метода говорит тот факт, что определение максимально активизированных участков мозга может осуществляться с точностью до 1 мм.

Ядерно-магнитно-резонансная (ЯМР), позитронно-эмиссионная трансаксиальная и функционально-магнитно-резонансная томография мозга являются более совершенными вариантами компьютерной томографии мозга, в которых используется эффект ядерного магнитного резонанса (ЯМР-томография), позитронной эмиссионной томографии (ПЭТ) и функционального магнитного резонанса (ФМР). Эти методы относятся к наиболее перспективным способам неинвазивного комплексного изучения структуры, метаболизма и кровотока мозга.

При ЯМР-томографии получение изображения основано на определении в мозговом веществе распределения плотности ядер водорода (протонов) и на регистрации некоторых их характеристик при помощи мощных электромагнитов, расположенных вокруг тела человека.

Преимущество ЯМР-томографии заключается в отсутствии ионизирующего излучения. С его помощью можно получить четкие изображения «срезов» мозга в различных плоскостях.

Позитронно-эмиссионная трансаксиальная томография (ПЭТ-сканирование) сочетает возможности компьютерной томографии мозга и радиоизотопной диагностики, для которой используются ультракороткоживущие позитронизлучающие изотопы, или «метки» (это естественные метаболиты мозга), которые вводятся через дыхательные пути или внутривенно. С помощью ПЭТ измеряют региональный мозговой кровоток и метаболизм глюкозы или кислорода в отдельных участках головного мозга. ПЭТ позволяет осуществлять прижизненное картирование на «срезах» мозга регионального обмена веществ и кровотока.

Метод функционального магнитного резонанса (ФМР) – это вариант совмещения метода ЯМР с измерением мозгового метаболизма при помощи позитронно-эмиссионной томографии. Его применение расширяет возможности прижизненного исследования структурных и функциональных особенностей мозга.

Методы регистрации работы отдельных систем и органов. При изучении функционального состояния мозга применяются методы регистрации деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем, мышечной системы. Среди них:

- электрокардиграфия (регистрация электрической активности сердца);
- тонометрия (измерение артериального давления);
- реография (регистрация изменения сопротивления электрическому току как отражение изменения кровотока в соответствующем органе);
- плетизмография (регистрация изменения объема органа в связи с изменением его кровенапролнения);
- пневмография (регистрация дыхательных движений и изменения объема грудной клетки);
- динамометрия (измерение мышечной силы);
- элетромиография (регистрация электрической активности скелетных мышц);
- эргография (регистрация работы мышц) и многие другие.

Оценка эмоционального состояния с помощью «детектора лжи». Многие из указанных выше показателей широко применяются в специальном приборе, предназначенном для выявления эмоционального состояния человека. Он называется «детектором лжи» и представляет собой полиграф, одновременно регистрирующий комплекс физиологических показателей (КГР, ЭЭГ, плетизмограмму и др.) с целью выявить динамику

эмоционального напряжения. С человеком, проходящим обследование на полиграфе, проводят собеседование, в ходе которого наряду с нейтральными задают вопросы, составляющие предмет специальной заинтересованности. По характеру физиологических реакций, сопровождающих ответы на разные вопросы, можно судить об эмоциональной реактивности человека и в какой-то мере о степени его искренности в данной ситуации. Поскольку в большинстве случаев специально не обученный человек не контролирует свои вегетативные реакции, «детектор лжи» дает по некоторым оценкам до 71% случаев обнаружения обмана.

Неинструментальные методы исследования (тестирование с помощью опросников). В последние годы широкое распространение получили опросники, корректурные тесты и другие варианты неинструментальных методов исследования. К ним относятся:

- личностный опросник Г. Айзенка, используемый с целью определения экстраверсированности и эмоциональной стабильности (нейротизма), что позволяет оценить тип ВНД человека;
- для оценки характера человека применяется Миннесотский личностный опросник (MMPI), предложенный в 1967 году Мак Кинли, а также 16-факторный личностный опросник Кеттела;
- для оценки эмоционального состояния, уровня тревожности и стресса применяются тест Тейлора, или шкала манифистации тревоги Тейлора, опросник личностной тревожности Ч.Д. Спилбергера – Ю.Л. Ханина;
- для оценки самочувствия, активности и настроения – психологический тест «САН» В.А, Доскина и соавторов, а также цветовой тест Люшера;
- для оценки подвижности нервных процессов (возбуждения и торможения), умственной продуктивности, концентрации и распределения внимания применяются разнообразные корректурные тесты, например, тест В.Я. Анфимова, тест Тулуз-Пьерона;
- для исследования мышления и интеллектуальных способностей – тест Равена, тест Векслера, тест на определение показателя интеллекта IQ;
- для оценки различных характеристик внимания применяется тест Платонова-Шульте (объем и переключение внимания), тест перепутанных линий (устойчивость и концентрация внимания), для оценки памяти – тест Джекобса (объем кратковременной слуховой памяти), тест Бюллера (объем смысловой памяти). В настоящее время процедура тестирования и оценка его результатов упрощена за счет использования компьютерных вариантов указанных тестов.

ГЛАВА 1
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦНС

Лекция 1
ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

1. Этапы развития нервной системы.
2. Онтогенез нервной системы.
3. Возрастная эволюция мозга и ее принципы гетерохронности.

1. Этапы развития нервной системы

В развитии нервной системы многоклеточных принято выделять три этапа (или три типа) нервной системы – диффузную (кишечно-полостные), узловую (членистоногие) и трубчатую (позвоночные).

В процессе эволюции структуры и функции нервной системы происходили совершенствование, с одной стороны, ее отдельных элементов, в том числе нервных клеток, а с другой – ее общих физиологических свойств. Все это вместе обеспечивало расширение адаптационных возможностей организма. Рассмотрим особенности каждого из трех выделенных этапов эволюции нервной системы.

Диффузная, или сетевидная, нервная система. Первым этапом развития нервной системы было формирование нервной системы диффузного типа, нервные клетки которой мало напоминают нейроны позвоночных. В них отсутствует субстанция Ниссля, ядро не дифференцировано, количество отростков невелико, их длина незначительна. Передача возбуждения от нейрона к нейрону осуществляется не только с помощью синапсов, но и через протоплазматические мостики. Нейроны слабо дифференцированы по функции. Скорость распространения возбуждения по нервным волокнам предельно низкая и составляет сотые и десятые доли метра в секунду.

Таким образом, основными особенностями нервной системы диффузного типа являются неопределенность связей, отсутствие четко выраженных входов и выходов, надежность функционирования. Для этого этапа эволюции нервной системы характерен и низкий коэффициент использования энергии.

Узловая нервная система как второй этап в эволюции этой системы. Нейроны узлового типа нервной системы коренным образом отличаются от элементов диффузного типа. На этом этапе филогенеза произошли количественные и качественные изменения нейронов – возросло их общее число и увеличилось число их разновидностей, возникло большое количество вариаций нейронов, отличающихся по размеру, форме и числу отростков. Формирование нервных узлов привело к обособлению и структурной

дифференцировке трех основных видов нейронов – афферентных (чувствительных), ассоциативных (вставочных) и эфферентных (двигательных).

В пределах нервной системы узлового типа (у насекомых, крабов, дождевого червя) имеются также нервные волокна, покрытые многослойной оболочкой, которая напоминает миелиновую оболочку у нервных волокон позвоночных. Скорость проведения в таких волокнах намного выше, чем в аксонах такого же диаметра беспозвоночных, но меньше, чем у миелинизированных аксонов большинства позвоночных. Перехваты Ранвье здесь короче, чем у позвоночных. Именно этим обусловлена меньшая скорость распространения возбуждения по сравнению с аналогичным волокном у позвоночных. Как известно, механизм сальтаторного (скачкообразного) проведения возбуждения – довольно позднее эволюционное приобретение. Такой способ проведения возбуждения характерен лишь для позвоночных животных, имеющих нервную систему трубчатого типа.

Трубчатая нервная система. Нервная система трубчатого типа – высший этап структурной и функциональной эволюции нервной системы. Все позвоночные, начиная от самых примитивных форм (ланцетник) и заканчивая человеком, имеют центральную нервную систему в виде нервной трубки, оканчивающейся в головном конце головным мозгом. На уровне млекопитающих развивается кортикализация – процесс формирования новой коры, экранных структур, обладающих свойствами, которые существенно отличают ЦНС млекопитающих от ЦНС других животных.

ЦНС позвоночных состоит из спинного и головного мозга. Трубчатый вид имеет только спинной мозг. Головной мозг, развиваясь как передний отдел нервной трубки и проходя стадии мозговых пузырей, к моменту созревания претерпевает значительные конфигурационные изменения при существенном нарастании объема.

Спинной мозг при своей морфологической непрерывности в значительной степени сохраняет принцип сегментарности и метамерности брюшной нервной цепочки узловой нервной системы. Так, простые сухожильные рефлексы сохраняются в случае целостности только 2–3 сегментов спинного мозга, замыкающих эту рефлекторную дугу. С другой стороны, чрезвычайно развитый аппарат внутри спинномозговых связей обеспечивает целостность и богатство спинно-мозговых рефлексов. Среди них имеются сложные цепные рефлексы (например, шагательный), вовлекающие в процесс возбуждения практически весь спинной мозг. В процессе эволюции позвоночных животных вместе с прогрессирующим усложнением структуры и функции спинного мозга нарастает его зависимость от головного. Это хорошо видно на примере явления спинального шока. Оно проявляется в торможении деятельности спинного мозга после отделения его от головного мозга. Такое торможение деятельности спинного мозга обусловлено в первую очередь прекращением нисходящих корригирующих влияний со стороны головного мозга. Чем сильнее эти влияния, тем более глубоки

и длительны последствия их прекращения. Например, у лягушки явление спинального шока прекращается очень быстро – уже спустя несколько минут, у кошки время восстановления функций спинного мозга исчисляется часами, у приматов – неделями и месяцами. Травматический перерыв спинного мозга у человека приводит к развитию тяжелейших, практически необратимых проявлений спинального шока.

Процесс энцефализации, т.е. совершенствования структуры и функций головного мозга, у млекопитающих дополняется кортикализацией – формированием коры больших полушарий и совершенствованием ее функций. Если на уровне стволовых отделов и базальных ганглиев переднего мозга нейроны сгруппированы в виде отдельных специализированных ганглиев или ядер, то кора дает примеры совершенно новых принципов структурной и функциональной организации. Построенная по экранному принципу кора больших полушарий содержит не только специфические проекционные, но и значительные по площади ассоциативные зоны. Последние служат для корреляции различных сенсорных влияний, их интеграции с прошлым опытом для того, чтобы по моторным путям передать сформированные паттерны (рисунки) возбуждения и торможения для реализации поведенческих актов.

В отличие от ганглионарных структур кора головного мозга обладает рядом свойств, характерных только для нее. Важнейшее из них – чрезвычайно высокая пластичность и надежность, как структурная, так и функциональная. Изучение этих свойств центральной нервной системы в эволюции позвоночных позволило А.Б. Когану в 60-х годах XX века обосновать вероятностно-статистический принцип организации высших функций мозга. Этот принцип в наиболее яркой форме выступает в коре головного мозга, являясь одним из приобретений прогрессивной эволюции.

2. Онтогенез нервной системы

Нервная система плода начинает развиваться на ранних этапах эмбриональной жизни. Из наружного зародышевого листка – эктодермы – по спинной поверхности туловища эмбриона образуется утолщение – нервная трубка. Головной конец этой трубки развивается в головной мозг, остальная часть – в спинной мозг.

У недельного эмбриона намечается незначительное утолщение в оральном (ротовом) отделе нервной трубки. На третьей неделе зародышевого развития в головном отделе нервной трубки образуются три первичных мозговых пузыря (передний, средний и задний), из которых развиваются главные отделы головного мозга – конечный, средний, ромбовидный.

В последующем передний и задний мозговые пузыри расчленяются каждый на два отдела, в результате чего у четырех-пяти-недельного эмбриона образуется пять мозговых пузырей: 1) конечный (телэнцефалон), 2) промежуточный (диэнцефалон), 3) средний (мезэнцефалон), 4) задний (метэнцефалон),

5) продолговатый (миелэнцефалон) (рис. 1). В последующем из конечного мозгового пузыря развиваются полушария головного мозга и подкорковые ядра; из промежуточного пузыря – межуточный мозг (зрительные бугры, подбугорье); из среднего пузыря формируется средний мозг – четверохолмие, ножки мозга, сильвиев водопровод; из заднего пузыря – мост мозга (варолиев мост) и мозжечок; из продолговатого пузыря – продолговатый мозг. Задняя часть миелэнцефалона плавно переходит в спинной мозг.

Из полостей мозговых пузырей и нервной трубки образуются желудочки головного мозга и канал спинного мозга. Полости заднего и продолговатого мозговых пузырей превращаются в IV желудочек, полость среднего мозгового пузыря превращается в узкий канал – водопровод мозга (сильвиев водопровод), который сообщает между собой III и IV желудочки. Полость промежуточного пузыря превращается в III желудочек, а полость конечного пузыря – в два боковых желудочка. Через посредство парного межжелудочкового отверстия III желудочек сообщается с каждым боковым желудочком; IV желудочек сообщается с каналом спинного мозга. В желудочках и спинно-мозговом канале циркулирует спинно-мозговая жидкость.

Нейроны развивающейся нервной системы посредством своих отростков устанавливают связи между различными отделами головного и спинного мозга, а также входят в связь с другими органами. Чувствительные нейроны, входя в связь с другими органами, заканчиваются рецепторами – периферическими окончаниями, воспринимающими раздражение; двигательные нейроны заканчиваются синапсом – контактным образованием нервного волокна с мышцей.

К третьему месяцу внутриутробного развития выделяются основные части центральной нервной системы: большие полушария и ствол мозга, мозговые желудочки, а также спинной мозг. К пятому месяцу дифференцируются основные борозды коры больших полушарий, однако кора остается еще недостаточно развитой. На шестом месяце отчетливо выявляется функциональное превалирование высших отделов нервной системы плода над нижележащими отделами.

Головной мозг новорожденного имеет относительно большую величину, и масса его в среднем составляет 1/8 массы тела, т.е. около 400 г, причем у мальчиков она несколько больше, чем у девочек.

У новорожденного хорошо выражены борозды, крупные извилины, однако их глубина и высота невелики. Мелких борозд относительно мало, они появляются постепенно в течение первых лет жизни. К девяти месяцам первоначальная масса мозга удваивается и к концу первого года составляет 1/11–1/12 массы тела. К трем годам масса головного мозга по сравнению с массой его при рождении утраивается, к пяти годам она составляет 1/13–1/14 массы тела. К двадцати годам первоначальная масса мозга увеличивается в четыре-пять раз и составляет у взрослого человека всего 1/40 массы тела. Рост мозга происходит в основном за счет миелинизации

нервных проводников и увеличения размера имеющихся уже при рождении примерно 20 млрд нервных клеток. Наряду с ростом головного мозга меняются пропорции черепа (рис. 1).

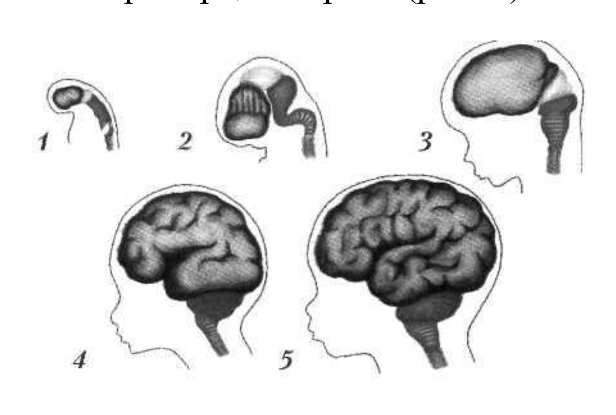


Рис. 1. Последовательные стадии развития головного мозга из трех пузырей.

Мозговая ткань новорожденного малодифференцирована. Корковые клетки, подкорковые узлы, пирамидные пути недоразвиты, плохо дифференцируются на серое и белое вещество. Нервные клетки плода и новорожденного расположены концентрированно на поверхности больших полушарий и в белом веществе мозга. С увеличением поверхности головного мозга нервные клетки мигрируют в серое вещество; концентрация их от общего объема мозга уменьшается. В то же время плотность мозговых сосудов увеличивается.

У новорожденного затылочная доля коры больших полушарий имеет относительно большие размеры, чем у взрослого. Количество полушарных извилин, их форма, топографическое положение претерпевают определенные изменения по мере роста ребенка. Наибольшие изменения происходят в течение первых пяти-шести лет и заканчиваются лишь к пятнадцати-шестнадцати годам. Боковые желудочки мозга сравнительно широкие. Соединяющее оба полушария мозолистое тело тонкое и короткое. В течение первых пяти лет оно становится толще и длиннее. К двадцати годам мозолистое тело достигает окончательных размеров.

Мозжечок у новорожденного развит слабо, расположен высоко, имеет продолговатую форму, малую толщину и неглубокие борозды. Варолиев мост постепенно, по мере роста, перемещается к скату затылочной кости. Продолговатый мозг новорожденного расположен более горизонтально. Черепно-мозговые нервы расположены симметрично на основании мозга.

В послеродовом периоде претерпевает изменения и спинной мозг. По сравнению с головным спинной мозг новорожденного имеет более законченное морфологическое строение, в связи с чем он оказывается более совершенным в функциональном отношении.

Спинной мозг новорожденного относительно длиннее, чем у взрослого. В дальнейшем рост спинного мозга отстает от роста позвоночника, в связи с чем его нижний конец «перемещается» кверху. Рост спинного мозга продолжается приблизительно до двадцати лет. Его масса увеличивается за это время примерно в восемь раз.

Окончательное соотношение спинного мозга и позвоночного канала устанавливается к пяти-шести годам. Рост спинного мозга наиболее выражен в грудном отделе. Шейное и поясничное утолщения спинного мозга

начинают формироваться в первые годы жизни ребенка. В этих утолщениях сконцентрированы клетки, иннервирующие верхние и нижние конечности. С возрастом отмечается увеличение количества клеток в сером веществе спинного мозга, наблюдается и изменение их микроструктуры. Спинной мозг имеет густую сеть венозных сплетений, что объясняется относительно быстрым ростом вен спинного мозга по сравнению с темпами его роста.

Периферическая нервная система новорожденного недостаточно миелинизирована, пучки нервных волокон редкие, распределены неравномерно. Процессы миелинизации происходят неравномерно в различных отделах. Миелинизация черепно-мозговых нервов наиболее активно осуществляется в течение первых трех-четырех месяцев и заканчивается к году. Миелинизация спинно-мозговых нервов продолжается до двух-трех лет. Вегетативная нервная система функционирует с момента рождения. В дальнейшем отмечаются слияние отдельных узлов и образование мощных сплетений симпатической нервной системы.

На ранних этапах эмбриогенеза между различными отделами нервной системы формируются четко дифференцированные, «жесткие» связи, создающие основу для жизненно необходимых врожденных реакций. Набор этих реакций обеспечивает первичную адаптацию после рождения (например, пищевые, дыхательные, защитные реакции). Взаимодействие нейронных групп, обеспечивающих ту или иную реакцию либо комплекс реакций, составляет функциональную систему.

3. Возрастная эволюция мозга и ее принципы гетерохронности

В процессе онтогенетического развития мозг человека претерпевает значительные изменения. В анатомическом отношении мозг новорожденного и мозг взрослого человека существенно отличаются. Это значит, что в процессе индивидуального развития происходит возрастное эволюционирование мозговых структур. Даже после завершения морфологического созревания нервной системы человека остается необъятная «зона роста» в смысле совершенствования, перестройки и нового образования функциональных систем. Мозг как совокупность нервных элементов остается у всех людей примерно одинаковым; однако на основе этой первичной структуры создается бесконечное разнообразие функциональных особенностей.

В процессе эволюции мозга выделяют два важнейших стратегических направления. Первое из них заключается в максимальной предуготованности организма к будущим условиям существования. Это направление характеризуется большим набором врожденных, инстинктивных реакций, которыми организм оснащен буквально на все случаи его жизни. Но набор таких «случаев» довольно стереотипен и ограничен: питание, защита, размножение.

В рамках второго направления эволюции происходит неуклонное увеличение размеров коры больших полушарий мозга. Этот отдел является наименее специализированным и наиболее пригодным для фиксации

личного опыта. Принцип кортикализации функций предполагает возможность их непрерывного совершенствования.

На каждом возрастном этапе какие-то функции или отдельные звенья нервно-психического развития выглядят наиболее активными и сформированными. Наступает следующий возрастной период – и картина меняется: недавние «лидеры» отходят на вторые места, появляются новые формы и способы реагирования.

Например, новорожденный ребенок обладает набором первичных автоматизмов, обеспечивающих прежде всего акт сосания и регуляцию мышечного тонуса. Зрительное, слуховое восприятия находятся еще в рудиментарном состоянии. Но постепенно зрительные реакции становятся все более активными: от автоматической фиксации взгляда на случайно попавшем в поле зрения предмете ребенок переходит к самостоятельному зрительному поиску; он приобретает способность разглядывать предмет, «ощупывать» его взглядом. К шестому-седьмому месяцу жизни разглядывание становится важнейшим способом изучения окружающего мира. Однако вскоре, как только появляется возможность брать предметы, перекладывать их из одной руки в другую (девять-десять месяцев), активное манипулирование приобретает главную роль в деятельности ребенка. С появлением речи мануальное (ручное) познание все более вытесняется словесным.

Если какой-то возрастной этап представить как финишную черту, то можно увидеть, что к данному финишу различные функциональные системы приходят с разной степенью зрелости, совершенства. Одни уже почти оформились и в дальнейшем лишь незначительно модифицируются, другие только начинают формироваться. В этом заключается принцип гетерохронности, неодновременности созревания отдельных функциональных систем мозга. Зрительное восприятие, например, совершенствуется быстрее, чем слуховое или вкусовое, а способность понимать обращенную речь возникает гораздо раньше, чем умение говорить.

Гетерохронность развития отдельных звеньев функциональной системы регистрируют при помощи анатомо-физиологических исследований. Тем самым объективно раскрывается материальный субстрат процессов развития мозга. В частности, большое внимание уделяется темпам миелинизации периферических нервов – скорости образования миелиновой оболочки в нервных проводниках. Миелиновая оболочка является эволюционным приобретением, позволяющим проводить нервные импульсы с большей скоростью и более дифференцированно. Миелинизированные нервные волокна обнаруживаются только у представителей относительно поздних этапов эволюции и в наибольшей степени – у млекопитающих, включая человека. Сопоставление степени миелинизации у взрослых и детей различных возрастов показывает, сколь неравномерно происходит этот процесс в различных отделах нервной системы. Например, волокна лицевого нерва, участвующие в обеспечении акта сосания, оказываются миелинизированными уже

к моменту рождения, а пирамидный путь, связывающий двигательные центры коры головного мозга с соответствующими отделами спинного мозга, завершает миелинизацию лишь к двум годам. Процессы миелинизации косвенно отражаются на скоростях проведения импульсов по волокнам нерва. Эти скорости определяются при помощи электронейромиографии.

Установлено, что общая тенденция, характерная для созревания нервной системы, заключается в увеличении скоростей проведения нервных импульсов. Темпы прироста скоростей в разных отделах нервной системы неодинаковы в различные возрастные периоды. Так, у новорожденных наиболее высокие скорости проведения обнаруживаются в тех волокнах лицевого нерва, которые связаны с актом сосания. Эти показатели даже мало отличаются от величин, характерных для взрослого человека. Скорости проведения в нервах верхних и нижних конечностей новорожденного значительно ниже. В дальнейшем отмечается быстрое нарастание скоростей проведения импульсов в верхних конечностях, что предшествует появлению у ребенка манипулятивной деятельности. К восьми-девятимесячному возрасту, когда возникают попытки самостоятельно вставать на ноги, обнаруживается бурный прирост скоростей проведения в нижних конечностях. Этот прирост опережает соответствующие показатели для верхних конечностей вплоть до того периода, пока ребенок не овладеет самостоятельной ходьбой. В дальнейшем скорости проведения импульсов в верхних конечностях снова начинают расти быстрее и раньше достигают характерных для взрослых норм.

Из всех этих данных следует, что гетерохрония нарастания скоростей проведения отчетливо связана с усложнением двигательных функций. Схема «лицо–руки–ноги–руки» соответствует основным этапам моторного развития ребенка. Кроме того, нарастание скоростей проведения предшествует формированию новой функции. В этом проявляется принцип опережающего обеспечения функции, характерный для развивающейся нервной системы.

Лекция 2
МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ НЕЙРОНА

1. Морфологические особенности нейрона.
2. Классификация нейронов.
3. Физиология нейрона.
4. Физиология нервных волокон.
5. Объединение нейронов как один из принципов организации работы мозга.
6. Морфология и физиология нейроглии.

1. Морфологические особенности нейрона

Центральная нервная система координирует деятельность всех органов и систем, обеспечивает эффективное приспособление организма к изменениям окружающей среды, формирует целенаправленное поведение. Она представлена спинным, продолговатым, средним, промежуточным мозгом, варолиевым мостом, мозжечком, базальными ганглиями и корой полушарий головного мозга. Каждая из этих структур имеет морфологическую и функциональную специфику. Но у всех структур, есть ряд общих свойств и функций, к которым относятся: нейронное строение; электрическая или химическая синаптическая связь между нейронами; образование локальных сетей из нейронов, реализующих специфическую функцию; множественность прямых и обратных связей между структурами; способность нейронов всех структур к восприятию, обработке, хранению и передаче информации; преобладание числа входов для ввода информации над числом выходов для вывода информации; способность к параллельной обработке разной информации; способность к саморегуляции; функционирование на основе рефлекторного доминантного принципа.

Структурно-функциональной единицей нервной системы является нейрон – специализированная клетка, способная принимать, обрабатывать, кодировать, передавать и хранить информацию, реагировать на раздражения, устанавливать контакты с другими нейронами и клетками органов. Уникальными особенностями нейронов являются способность генерировать электрические разряды и наличие специализированных окончаний – синапсов, служащих для передачи информации.

Нейрон (нервная клетка, нейроцит) состоит из клеточного тела (перикариона, сомы), отростков, обеспечивающих проведение нервных импульсов, – дендритов, приносящих импульсы к телу нейрона, и аксона (нейрита), несущего импульсы от тела нейрона. Функционально в нейроне выделяют три части – воспринимающую, интегративную и передающую. К воспринимающей части относятся дендриты и перикарион, к интегративной – перикарион (сома) и аксонный холмик, а к передающей – аксонный холмик и аксон.

Общее число нейронов в нервной системе человека превышает 100 млрд (1011). При этом на одном нейроне может быть до 10 000 синапсов, т.е. входов.

К рождению нейроны утрачивают способность к делению, поэтому в течение постнатальной жизни их количество не увеличивается, а, напротив, в силу естественной убыли клеток, постепенно снижается.

Гибель нейронов в физиологических условиях у взрослого человека сравнительно невелика и осуществляется механизмом апоптоза. Избыточной потере нейронов препятствует их относительно высокая устойчивость к развитию апоптоза. Гибель нейронов значительно ускоряется в старости, приводя к потере 20–40% клеток в некоторых участках головного мозга.

Вместе с тем гибель нейронов при дегенеративных заболеваниях нервной системы (болезнях Альцгеймера, Гентингтона, Крейцфельда–Якоба, паркинсонизме, боковом амиотрофическом склерозе и др.) осуществляется вследствие ненормально высокой активности апоптоза, что приводит к резкому снижению их содержания в определенных участках ЦНС. Развитие неврологических нарушений, которые выявляются у 90% больных СПИДом, связано с потерей 40–50% нейронов в коре головного мозга, которые также погибают путем апоптоза.

Общая морфологическая характеристика тела нейрона. Собственно нервные клетки, или нейроциты, без их отростков – это клетки различной формы и размеров. Длина отростков нервных клеток варьирует от десятых долей миллиметра до 1,5 м.

Перикарион, или сома нейрона, имеет клеточную мембрану и содержит ядро, рибосомы, лизосомы, вещество Ниссля, аппарат Гольджи, митохондрии, микротрубочки и другие внутриклеточные органеллы.

Плазмолемма нейрона окружает цитоплазму нейрона. Благодаря ей (плазмолемме) все нейроны имеют мембранный потенциал, кратковременное изменение которого представляет собой потенциал действия, получивший название нервного импульса. Мембрана нейрона содержит набор ионных каналов (натриевых, калиевых, хлорных, кальциевых), ионных насосов (Na/K-насос, Cl-насос, Са-насос) и набор многочисленных белков-рецепторов, способных улавливать в области синапса наличие различных медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, адреналина, дофамина, серотонина, АТФ, ГАМК, глицина, пептидов и других веществ).

Ядро расположено в центре клетки, оно крупное, сферической формы, с одним, иногда 2–3 крупными ядрышками. Ядро нейрона окружено двухслойной мембраной, через поры которой происходит обмен между нуклеоплазмой и цитоплазмой. Ядро содержит генетический материал, который обеспечивает дифференцировку и конечную форму клетки. Ядро регулирует синтез белка нейрона в течение всей его жизни. Ядрышко содержит большое количество РНК. Около ядрышка в нейронах у лиц женского пола часто выявляется тельце Барра – крупная глыбка хроматина, содержащая конденсированную Х-хромосому. Она особенно заметна в клетках коры полушарий большого мозга и симпатических нервных узлов.

Обмен веществ в нейроне. Необходимые питательные вещества и соли доставляются в нервную клетку в виде водных растворов. Продукты метаболизма также удаляются из нейрона в виде водных растворов.

Белки нейронов служат для пластических и информационных целей. В ядре нейрона содержится ДНК, в цитоплазме преобладает РНК. РНК сосредоточена преимущественно в базофильном веществе (тельца Ниссля). Интенсивность обмена белков в ядре выше, чем в цитоплазме. Скорость обновления белков в филогенетически более новых структурах нервной системы выше, чем в более старых. Наибольшая скорость обмена белков –

в сером веществе коры большого мозга, меньшая – в мозжечке, наименьшая – в спинном мозге.

Липиды нейронов служат энергетическим и пластическим материалом, обеспечивают высокое электрическое сопротивление миелиновой оболочки. Обмен липидов в нервной клетке происходит медленно. Возбуждение нейрона приводит к уменьшению количества липидов. Обычно после длительной умственной работы, при утомлении количество фосфолипидов в клетке уменьшается.

Углеводы являются основным источником ресинтеза АТФ, т.е. основным источником энергии нейронов. Глюкоза, поступая в нервную клетку, превращается в гликоген. При необходимости гликоген под влиянием ферментов гликогенолиза, находящихся в нейроне, вновь превращается в глюкозу. Вследствие того, что запасы гликогена при работе нейрона не обеспечивают полностью его энергетические траты, источником энергии для нервной клетки служит глюкоза крови.

Глюкоза расщепляется в нейроне преимущественно аэробным путем, чем и объясняется высокая чувствительность нервных клеток к недостатку кислорода. Увеличение в крови адреналина, а также активная деятельность организма приводят к увеличению потребления углеводов. При наркозе потребление углеводов снижается.

Неорганические вещества в нейроне представлены катионами К+, Na+, Mg2+, Ca2+, а также анионами C1- и HCO3-. Кроме того, в нейроне имеются различные микроэлементы (например, медь и марганец), которые участвуют в регуляции активности ферментов. Количество микроэлементов в нейроне зависит от его функционального состояния. Так, при рефлекторном или кофеиновом возбуждении содержание меди и марганца в нейроне резко снижается.

Обмен энергии в нейроне в состоянии покоя и возбуждения различен. Об этом свидетельствует значение дыхательного коэффициента нейронов. При возбуждении нейрона потребление кислорода в нем возрастает в 2 раза. После возбуждения количество нуклеиновых кислот в цитоплазме нейронов иногда уменьшается в 5 раз.

Морфологические особенности дендритов. Отростки, по которым к телу нервной клетки поступает возбуждение от рецепторов, называются дендритами. Они дихотомически ветвятся, при этом их ветви расходятся под острыми углами, так что имеется несколько порядков ветвления. У типичного двигательного нейрона спинного мозга обычно насчитывается от 5 до 15 крупных дендритов, у отдельных нейронов их может быть до 1500. Установлено, что примерно 80–90% поверхности нейрона приходится на долю дендритов, поэтому для приема импульсов потенциально доступна значительная часть поверхности клетки. Необходимость такого ветвления обусловлена тем, что нейрон как информационная структура должен иметь

большое количество входов. У нейрона может быть до 1500 входов информации и один выход.

Дендриты проводят импульсы к телу нейрона, получая сигналы от других нейронов через многочисленные межнейронные контакты (аксодендритические синапсы), расположенные на них в области цитоплазматических выпячиваний – дендритных шипиков. Шипики представляют собой лабильные структуры, которые разрушаются и образуются вновь; их число резко падает при старении, а также при снижении функциональной активности нейронов. Если данный шипик (или группа шипиков) длительное время перестает получать информацию, то эти шипики исчезают.

Чем сложнее в эволюционном отношении функция нервной системы, тем больше шипиков на дендритах нейронов. Больше всего шипиков содержится на пирамидных нейронах двигательной зоны коры большого мозга – здесь на каждом нейроне их число достигает нескольких тысяч. Шипики занимают до 43% поверхности мембраны сомы и дендритов, за их счет значительно возрастает воспринимающая поверхность нейрона.

Аксон (нейрит) – это центральный, или осевой, отросток нейрона, по которому нервный импульс направляется к другой нервной клетке или к рабочему органу. Аксон всегда один. Место выхода аксона из тела нейрона называется аксонным холмиком, или начальным сегментом. Именно в этом участке происходит возбуждение нейрона, т.е. генерация потенциалов действия, так как именно эта часть нейрона обладает наибольшей возбудимостью.

Длина аксона у человека варьирует от 1 мм до 1,5 м. Чем больше диаметр аксона, тем выше скорость распространения возбуждения по нему.

Аксоны всех афферентных и эфферентных нейронов, проходя в белом веществе спинного и головного мозга, миелинизированы с участием клеток нейроглии. Однако проксимальный (начальный) участок аксона, лежащий в сером веществе, лишен миелина, но покрыт цитоплазматическими отростками олигодендроцитов и астроцитов. Именно поэтому начальная часть аксона несколько тоньше, чем дистальная часть, покрытая миелином. Плазматическая мембрана миелинизированного аксона (аксолемма) лежит непосредственно под миелиновой оболочкой, окружающей аксон.

Аксон, заключенный в глиальную оболочку, называется нервным волокном. Совокупность нервных волокон образует нервные пучки, которые, в свою очередь, формируют нервный ствол, или нерв. Дендрит, одетый в глиальную оболочку, также называется нервным волокном.

Все аксоны покрыты глиальной оболочкой, однако эта оболочка устроена по разному: в одних случаях она содержит миелин, а в других – нет. В связи с этим все нервные волокна подразделяются на два вида – миелиновые (миелинизированные, или мякотные, волокна) и безмиелиновые (немиелинизированные, либо безмякотные, волокна). Оба вида нервных волокон состоят из центрально лежащего отростка нейрона – аксона. В составе нервного волокна он получает название осевого цилиндра. Цилиндр

окружен оболочкой, которая образована совокупностью клеток олигодендроглии. В периферической нервной системе эти клетки называются леммоцитами, или шванновскими клетками.

Безмиелиновые нервные волокна у взрослого располагаются преимущественно в составе вегетативной нервной системы и характеризуются сравнительно низкой скоростью проведения нервных импульсов (0,5–2 м/с).

Миелиновые нервные волокна – это большая часть всех нервных волокон. Они встречаются в ЦНС и периферической нервной системе и характеризуются высокой скоростью проведения нервных импульсов (5–120 м/с). Совокупность миелиновых волокон образует белое вещество ЦНС. Миелиновые волокна обычно толще безмиелиновых и содержат осевые цилиндры большего диаметра.

В миелиновом волокне осевой цилиндр также окружается глиальными клетками, но эти клетки вырабатывают миелин, который и окружает плазмолемму аксона. Таким образом, в миелиновых волокнах осевой цилиндр (аксон) непосредственно окружен особой миелиновой оболочкой, вокруг которой располагается тонкий слой нейролеммы. Нейролемма представляет собой цитоплазму и ядро леммоцита, т.е. шванновской клетки. Снаружи волокно также покрыто базальной мембраной.

Миелиновая оболочка на 80% состоит из липидов, обладающих высоким омическим сопротивлением, и на 20% – из белка.

По длине волокна миелиновая оболочка имеет прерывистый ход, благодаря чему формируются узловые перехваты, или перехваты Ранвье.

Узловые перехваты повторяются по ходу миелинового волокна с определенными интервалами. Длина участков между узловыми перехватами зависит от толщины нервного волокна: чем оно толще, тем длиннее расстояние между перехватами. В области узлового перехвата аксон часто расширяется, а в его плазмолемме присутствуют многочисленные натриевые каналы (которые отсутствуют вне перехватов под миелиновой оболочкой).

2. Классификация нейронов

Чаще всего эта классификация осуществляется по трем признакам – морфологическим, функциональным и биохимическим.

1. Морфологическая классификация нейронов учитывает количество отростков у нейронов и подразделяет все нейроны на три типа – униполярные, биполярные и мультиполярные.

Униполярные нейроны (одноотростчатые) имеют один отросток. Униполярные нейроны отмечаются у человека в период раннего эмбрионального развития, а в постнатальном онтогенезе они встречаются в мезэнцефалическом ядре тройничного нерва (обеспечивают проприоцептивную чувствительность жевательных мышц).

Биполярные нейроны (двухотростчатые) имеют два отростка – аксон и дендрит, обычно отходящие от противоположных полюсов клетки.

В нервной системе человека биполярные нейроны встречаются в основном в периферических частях зрительной, слуховой и обонятельной систем, например, биполярные клетки сетчатки глаза, спирального и вестибулярного ганглиев. Биполярные нейроны дендритом связаны с рецептором, аксоном – с нейроном следующего уровня организации соответствующей сенсорной системы.

Однако чаще в ЦНС человека и других животных встречается разновидность биполярных нейронов – псевдоуниполярные нейроны. У них оба клеточных отростка (аксон и дендрит) отходят от тела клетки в виде единого выроста, который далее Т-образно делится на дендрит и аксон: первый идет с периферии от рецепторов, второй направляется в ЦНС. Эти клетки встречаются в сенсорных спинальных и краниальных ганглиях. Они обеспечивают восприятие болевой, температурной, тактильной, проприоцептивной, барорецептивной и вибрационной сигнализации.

Мультиполярные нейроны имеют один аксон и более 2 дендритов. Они наиболее распространены в нервной системе человека и представляют разновидности веретенообразных, звездчатых, корзинчатых, грушевидных и пирамидных клеток.

С точки зрения локализации нейронов их можно разделить на нейроны ЦНС, т.е. находящиеся в спинном (спинальные нейроны) и головном мозге (бульбарные, мезенцефальные, церебеллярные, гипоталамические, таламические, корковые), а также за пределами ЦНС, т.е. входящие в состав периферической нервной системы, – это нейроны вегетативных ганглиев, а также нейроны, составляющие основу метасимпатического отдела вегетативной нервной системы.

2. Функциональная классификация нейронов разделяет их по характеру выполняемой ими функции (в соответствии с их местом в рефлекторной дуге) на три типа: афферентные (чувствительные), эфферентные (двигательные) и вставочные.

Афферентные нейроны (чувствительные, рецепторные, центростремительные) являются ложноуниполярными нервными клетками. Тела этих нейронов располагаются не в ЦНС, а в спинно-мозговых или чувствительных узлах черепно-мозговых нервов. Один из отростков, отходящий от тела нервной клетки, следует на периферию, к тому или иному органу и заканчивается там сенсорным рецептором, который способен трансформировать энергию внешнего стимула (раздражения) в нервный импульс. Второй отросток направляется в ЦНС (спинной мозг) в составе задних корешков спинно-мозговых нервов или соответствующих чувствительных волокон черепно-мозговых нервов. Афферентные нейроны имеют небольшие размеры и хорошо разветвленный на периферии дендрит. Функции афферентных нейронов тесно связаны с функциями сенсорных рецепторов и поэтому генерируют нервные импульсы под влиянием изменений внешней или внутренней среды.

Часть нейронов, принимающих участие в обработке сенсорной информации, делят в зависимости от чувствительности к действию раздражителей на моносенсорные, бисенсорные и полисенсорные:

а) моносенсорные нейроны располагаются чаще в первичных проекционных зонах коры и реагируют только на сигналы своей сенсорности. Например, значительная часть нейронов первичной зоны зрительной области коры полушарий головного мозга реагирует только на световое раздражение сетчатки глаза;

б) бисенсорные нейроны чаще располагаются во вторичных зонах коры какого-либо анализатора и могут реагировать на сигналы как своей, так и другой сенсорности. Например, нейроны вторичной зоны зрительной области коры больших полушарий головного мозга реагируют на зрительные и слуховые раздражения;

в) полисенсорные нейроны – это чаще всего нейроны ассоциативных зон мозга; они способны реагировать на раздражение слуховой, зрительной, кожной и других рецептивных систем.

Эфферентные нейроны (двигательные, моторные, секреторные, центробежные, сердечные, сосудодвигательные и пр.) предназначены для передачи информации от ЦНС на периферию, к рабочим органам. Например, эфферентные нейроны двигательной зоны коры большого мозга – пирамидные клетки – посылают импульсы к альфа-мотонейронам передних рогов спинного мозга, т.е. они являются эфферентными для этого отдела коры большого мозга. В свою очередь альфа-мотонейроны спинного мозга являются эфферентными для его передних рогов и посылают сигналы к мышцам.

По строению эфферентные нейроны – это мультиполярные нейроны, тела которых находятся в сером веществе ЦНС (или на периферии в вегетативных узлах различных порядков). Аксоны этих нейронов продолжаются в виде соматических или вегетативных нервных волокон (периферических нервов) к соответствующим рабочим органам, в том числе к скелетным и гладким мышцам, к многочисленным железам. Основной особенностью эфферентных нейронов является наличие длинного аксона, обладающего большой скоростью проведения возбуждения.

Эфферентные нейроны связывают между собой разные отделы коры больших полушарий и обеспечивают внутриполушарные и межполушарные отношения. Все нисходящие пути спинного мозга (пирамидный, руброспинальный, ретикулоспинальный и т.д.) образованы аксонами эфферентных нейронов соответствующих отделов ЦНС. Нейроны автономной нервной системы, например, ядер блуждающего нерва, боковых рогов спинного мозга, также относятся к эфферентным нейронам.

Вставочные нейроны (интернейроны, контактные, ассоциативные, кондукторные) осуществляют передачу нервного импульса с афферентного (чувствительного) нейрона на эфферентный (двигательный) нейрон. Суть этого процесса состоит в передаче полученного афферентным нейроном

сигнала эфферентному нейрону для исполнения в виде ответной реакции организма.

Вставочные нейроны располагаются в пределах серого вещества ЦНС. По своему строению – это мультиполярные нейроны. В функциональном отношении это наиболее важные нейроны ЦНС, так как на их долю приходится 97–99% от общего числа нейронов ЦНС. Область влияния вставочных нейронов определяется их строением, в том числе длиной аксона и числом коллатералей.

Одни вставочные нейроны получают активацию от нейронов других центров и затем распространяют эту информацию на нейроны своего центра. Другие получают активацию от коллатералей эфферентных нейронов своего же центра и затем передают эту информацию назад в свой же центр, образуя обратные связи.

Вставочные нейроны по своей функции могут быть возбуждающими или тормозными. При этом возбуждающие нейроны могут не только передавать информацию с одного нейрона на другой, но и модифицировать передачу возбуждения, усиливать ее эффективность. Например, в коре большого мозга имеются «медленные» пирамидные нейроны, которые влияют на активность «быстрых» пирамидных нейронов.

3. Биохимическая классификация нейронов основана на химических особенностях нейромедиаторов, используемых нейронами в синаптической передаче нервных импульсов. Выделяют много различных групп нейронов: холинергические (медиатор – ацетилхолин), адренергические (медиатор – норадреналин), серотонинергические (медиатор – серотонин), дофаминергические (медиатор – дофамин), ГАМК-ергические (медиатор – гамма-аминомасляная кислота – ГАМК), пуринергические (медиатор – АТФ и его производные), пептидергические (медиаторы – субстанция Р, энкефалины, эндорфины, вазоактивный интестинальный пептид, холецистокинин, нейротензин, бомбезин и другие нейропептиды). В некоторых нейронах терминали содержат одновременно два типа нейромедиатора, а также нейромодуляторы.

Нарушение выработки некоторых медиаторов в отдельных структурах мозга связывают с патогенезом ряда нервно-психических заболеваний. Так, содержание дофамина снижено при паркинсонизме и повышено при шизофрении, снижение уровня норадреналина и серотонина типично для депрессивных состояний, а их повышение – для маниакальных.

3. Физиология нейрона

Функции нейрона как целого образования – это обеспечение информационных процессов в ЦНС, в том числе с помощью веществ-передатчиков (нейромедиаторов). Нейроны как специализированные клетки осуществляют прием, кодирование, обработку, хранение и передачу информации. Нейроны формируют управляющие (регулирующие) команды для различных внутренних органов и для скелетных мышц (благодаря чему

совершаются разнообразные локомоции), а также обеспечивают реализацию всех форм психической деятельности – от элементарных до самых сложных, включая мышление, речь. Все это обеспечивается за счет способности нейрона генерировать электрические разряды и передавать информацию с помощью синапсов. Однако реализация всех функций нейрона возможна лишь при совместной работе нейронов. Поэтому решающим моментом в деятельности нейрона является его способность к генерации потенциалов действия, а также его способность воспринимать потенциалы действия и медиаторы от других нейронов и передавать необходимую информацию другим нейронам. Реализация информационной функции происходит с участием всех отделов нейрона – дендритов, перикариона и аксона. При этом дендриты вместе с перикарионом специализируются на восприятии информации, аксоны (вместе с аксонным холмиком перикариона) – на передаче информации, а перикарион – на принятии решения. Кроме того, тело нейрона (сома, или перикарион), помимо информационной, выполняет трофическую функцию относительно своих отростков и их синапсов.

С функциональной точки зрения нейрон может находиться в трех основных состояниях: 1) покоя; 2) активности, или возбуждения; 3) торможения.

1. В состоянии покоя нейрон имеет стабильный уровень мембранного потенциала. В любой момент нейрон готов возбудиться, т.е. генерировать потенциал действия, либо перейти в состояние торможения.

2. В состоянии активности, т.е. при возбуждении, нейрон генерирует потенциал действия или чаще – группу потенциалов действия (серия ПД, пачка ПД, вспышка возбуждения). Частота следования потенциалов действия внутри данной серии ПД, длительность этой серии, а также интервалы между последовательными сериями – все эти показатели широко варьируют и являются составляющей кода нейронов. Важную роль в регуляции частоты импульсации имеют ионы Са2+ и К+.

Для некоторых нейронов активное состояние возникает спонтанно, т.е. автоматически, причем, чаще всего автоматия нейрона проявляется периодической генерацией серии импульсов. Примером таких нейронов-пейсмекеров, т.е. водителей ритма, являются нейроны дыхательного центра продолговатого мозга. Иногда такие нейроны называют фоновоактивными нейронами. По характеру реакции на приходящие импульсы они делятся на тормозные и возбуждающие. Тормозные нейроны урежают свою фоновую частоту разрядов в ответ на внешний сигнал, а возбуждающиеся – увеличивают частоту фоновой активности.

Существует три вида фоновой активности нейронов – непрерывно-аритмичный, пачечный и групповой. Непрерывно-аритмичный вид активности проявляется в том, что фоновоактивные нейроны генерируют импульсы непрерывно с некоторым замедлением или увеличением частоты разрядов. Такие нейроны обычно обеспечивают тонус нервных центров. Фоновоактивные нейроны имеют большое значение в поддержании уровня

возбуждения коры и других структур мозга. Число фоновоактивных нейронов увеличивается в состоянии бодрствования.

Групповая форма активности характеризуется периодическим появлением группы импульсов, сменяющихся периодом молчания.

3. Состояние торможения проявляется в том, что фоновоактивный нейрон или нейрон, получающий возбуждающее воздействие извне, прекращает свою импульсную активность. В основе торможения лежит явление гиперполяризации нейрона (характерно для постсинаптического торможения) или активное прекращение поступающей импульсации от других нейронов, что наблюдается в условиях пресинаптического торможения.

4. Физиология нервных волокон

Главной функцией нервных волокон является проведение нервных импульсов, в возникновении и проведении которых основную роль играет плазматическая мембрана, обладающая высокой возбудимостью.

Механизм распространения нервного импульса связан с появлением местных круговых токов, которые возникают при прохождении через мембрану аксона ионов калия, натрия, кальция. Перемещение различно заряженных ионов из аксона в окружающую аксон жидкость (или наоборот) приводит к возникновению разности потенциалов между внутриаксональной и наружной средами. Вспыхнувшая разность потенциалов возбуждает кольцевой участок аксона. В нем также возникают ионные токи, устанавливается разность потенциалов, которая возбуждает следующий участок, и так все дальше и дальше по аксону до синапса.

В безмиелиновых волокнах возбуждение постепенно охватывает соседние участки мембраны осевого цилиндра и так волнообразно распространяется до конца аксона. Скорость распространения возбуждения по волокну определяется его диаметром – чем больше диаметр, тем выше скорость проведения возбуждения.

В миелиновых волокнах скорость проведения нервных импульсов значительно выше, чем в немиелиновом волокне, хотя и в этих волокнах сохраняется прямая пропорциональная зависимость скорости проведения возбуждения от его диаметра. В отличие от безмиелиновых волокон в миелиновых волокнах круговые электрические токи возникают только в области перехватов Ранвье. Именно здесь количество натриевых каналов достигает 12 тысяч на 1 мкм^2, что значительно больше, чем в любом другом участке волокна. В результате эти участки являются наиболее возбудимыми, и поэтому именно в них генерируется очередной потенциал действия. Он в свою очередь вызывает генерацию ПД в соседнем перехвате Ранвье, а возникший в этом перехвате новый ПД вызывает возбуждение следующего перехвата Ранвье. В целом, все это приводит к скачкообразному, или сальтаторному, проведению возбуждения по нерву. Такой механизм обеспечивает гораздо более быстрое (примерно в 50 раз) распространение ПД, чем

в безмиелиновых волокнах. При этом скорость проведения возбуждения по миелиновому волокну прямо пропорциональна и диаметру волокна, и длине между перехватами Ранвье, т.е. чем больше диаметр и чем длиннее интервалы между перехватами Ранвье, тем выше скорость проведения возбуждения.

Нервное волокно обладает возбудимостью и лабильностью. Возбудимость миелиновых нервных волокон выше, чем у безмиелиновых. Кроме того, у миелиновых волокон более высокая лабильность по сравнению со всеми другими нервными образованиями, включая и безмиелиновые нервные волокна. Например, известно, что миелиновые волокна могут воспроизводить до 1000 импульсов в 1 с.

Законы проведения возбуждения по нервным волокнам. Выделяют следующие законы проведения возбуждения по нервным волокнам: 1) закон изолированного проведения возбуждения; 2) закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна; 3) закон двустороннего проведения возбуждения; 4) закон практической неутомляемости нервных волокон; 5) закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения импульса от диаметра нервного волокна.

Закон изолированного проведения возбуждения утверждает, что проведение возбуждения по отдельным нервным волокнам, проходящим в составе нерва, происходит изолированно, независимо от других волокон. Возможность изолированного проведения возбуждения имеет большое физиологическое значение, так как обеспечивает, например, изолированность сокращения каждой нейромоторной единицы.

Закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна утверждает, что необходимым условием проведения возбуждения в нерве является не только его анатомическая непрерывность, но и физиологическая целостность. Если нарушить свойства мембраны волокна (перевязка, блокада новокаином, аммиаком и др.), то проведение возбуждения по волокну прекращается. Применение в клинической медицине с целью обезболивания местных анестетиков, блокирующих активность натриевых каналов, прежде всего, в перехватах Ранвье, доказывает важность данного закона и возможность обратимой блокады ионных каналов.

Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну утверждает, что любое нервное волокно (афферентное или эфферентное) способно проводить возбуждение в обоих направлениях (к нейрону или от него). В этом можно убедиться, если наносить искусственное раздражение на волокно – потенциалы действия будут распространяться в обе стороны от места раздражения. Однако реально за счет наличия одностороннего проведения возбуждения в химических синапсах все нервные волокна проводят возбуждение по одному направлению, характерному для данного волокна (по афферентным волокнам – в ЦНС, по эфферентным волокнам – от ЦНС к органу).

Закон практической неутомляемости нервных волокон, который был сформулирован Н.Е. Введенским, указывает на то, что нервное волокно обладает малой утомляемостью. Действительно, проведение возбуждения по нервному волокну не нарушается в течение длительного (многочасового) эксперимента. Считают, что нервное волокно относительно неутомляемо вследствие того, что процессы ресинтеза энергии в нем идут с достаточно большой скоростью и успевают восстановить траты энергии, происходящие при прохождении возбуждения.

В момент возбуждения энергия нервного волокна тратится на работу натрий-калиевого насоса. Особенно большие траты энергии происходят в перехватах Ранвье вследствие большой плотности здесь натрий-калиевых насосов.

Закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения импульса от диаметра нервного волокна был установлен лауреатами Нобелевской премии (1944 г.) американскими физиологами Джозефом Эрлангером и Гербертом Гассером. На основании этого закона авторы предложили классификацию нервных волокон.

С функциональной точки зрения принято выделять чувствительные (афферентные, или сенсорные) и двигательные (эфферентные, моторные) нервные волокна. Первые проводят импульсы от периферии в ЦНС, а вторые – от ЦНС к органу. Примером сенсорных волокон являются нервные волокна, идущие в составе зрительного нерва. Примером двигательных нервных волокон является волокна, несущие импульсы к мышечным волокнам от альфа-мотонейронов спинного мозга. Второй пример – волокна блуждающего нерва, несущие возбуждение к миокардиоцитам.

Другой подход к классификации был предложен американскими физиологами Дж. Эрлангером и Г. Гассером (1937). Они разделили все нервные волокна в зависимости от таких важных показателей, как диаметр волокон, их возбудимость, временные характеристики потенциала действия и его компонентов, а также скорость проведения возбуждения, на три основные группы – А, В и С. Группа А – это наиболее толстые миелиновые моторные и чувствительные волокна; группа В – это миелиновые преганглионарные волокна автономной нервной системы с низким содержанием в них миелина; группа С – это немиелиновые постганглионарные волокна симпатической нервной системы.

5. Объединение нейронов как один из принципов организации работы мозга

Для различных структур мозга характерны определенные типы нейронной организации. Нейроны, выполняющие одну и ту же функцию, образуют группы, популяции, ансамбли, колонки, ядра. В коре большого мозга, мозжечке нейроны формируют слои клеток. Каждый слой имеет свою специфическую функцию.

Серое вещество мозга. Скопления нейронов и нейроглии образуют серое вещество мозга, которое неоднородно. В нем имеются участки концентрации нейронов, где их тела очень плотно располагаются относительно друг друга, а также области, где концентрация нейронов невысокая. Области высокой концентрации нейронов получили название ядер серого вещества. Специфические по функции нейроны образуют самостоятельные соответствующие ядра, расположенные среди белого вещества в различных отделах ствола головного мозга.

Нервный центр – это комплекс нейронов, сосредоточенных в одной структуре ЦНС (например, дыхательный центр продолговатого мозга), которые выполняют близкие функции.

Нейронные цепи – это последовательно соединенные между собой нейроны, которые выполняют определенную задачу (например, рефлекторная дуга).

Нейронные сети – это объединение нейронов, которое содержит множество параллельно расположенных и связанных между собой последовательных цепей нейронов. Такие объединения выполняют сложные задачи. Например, сенсорные сети выполняют задачу по обработке сенсорной информации. Объединенные в нейронные сети нейроны могут приобретать новые свойства, отсутствующие в отдельности. Поэтому элементарная нейронная сеть считается важной единицей функциональной активности ЦНС.

По характеру организации в нервной системе выделяют три типа сетей – иерархические, локальные и дивергентные.

Иерархические сети характеризуются свойствами конвергенции (несколько нейронов одного уровня контактируют с меньшим числом нейронов другого уровня) и дивергенции (нейрон нижележащего уровня контактирует с большим числом нейронов вышележащего уровня). Благодаря этому информация может многократно фильтроваться и усиливаться. Такой тип сетей наиболее характерен для строения сенсорных и двигательных путей.

Локальные сети характеризуются тем, что в них поток информации удерживается в пределах одного иерархического уровня, оказывая на нейроны-мишени возбуждающее или тормозящее действие, что позволяет модулировать поток информации. Таким образом, нейроны локальных сетей действуют как своеобразные фильтры, отбирая и сохраняя нужную информацию.

Дивергентные сети характеризуются наличием нейронов, которые, имея один вход, на выходе образуют контакты с множеством других нейронов. Таким путем эти сети могут влиять одновременно на активность множества элементов, которые могут быть связаны с разными иерархическими уровнями.

6. Морфология и физиология нейроглии

Нейроглия – это обширная разнородная группа клеток (глиоцитов, или глиальных клеток) нервной ткани, обеспечивающая деятельность нейронов и выполняющая опорную, трофическую, разграничительную, барьерную, секреторную и защитную (иммунологическую) функции. Без нейроглии нейроны не могут существовать и функционировать. При этом взаимоотношения между нейронами и нейроглией складываются, начиная с раннего эмбриогенеза нервной ткани. На первом этапе развития глиальные клетки вытягивают свои отростки перпендикулярно к плоскости зоны размножения и поэтому называются радиальными глиальными клетками. Нейрон обхватывает своим телом отросток глиальной клетки и медленно как бы взбирается по нему, все более удаляясь от места своего первоначального возникновения к месту своего окончательного расположения (так эквилибрист взбирается по канату под купол цирка).

Происхождение термина «нейроглия» (от гр. neuron – нерв и glia – клей) связано с первоначальным представлением о наличии некоего вещества, заполняющего пространство между нейронами и нервными волокнами и связывающего их воедино наподобие клея. Нейроглия была открыта в 1846 году немецким ученым Р. Вирховым. Он назвал ее межуточным веществом, содержащим веретенообразные и звездчатые клетки, трудно отличимые от мелких нейронов. Он же впервые увидел, что нейроглия отделяет нервную ткань от кровеносного русла.

Глиальные клетки по размерам в 3–4 раза меньше, чем нейроны. В мозге человека содержание глиоцитов в 5–10 раз превышает число нейронов, причем все глиоциты занимают около половины объема мозга. Соотношение между числом глиоцитов и нейронов у человека выше, чем у животных. Это означает, что в ходе эволюции количество глиальных клеток в нервной системе увеличилось более значительно, чем число нейронов.

В отличие от нейронов, глиоциты взрослого способны к делению. В поврежденных участках мозга они размножаются, заполняя дефекты и образуя глиальный рубец (глиоз). С возрастом у человека в мозге число нейронов уменьшается, а число глиальных клеток увеличивается. Опухоли из глиоцитов (глиомы) составляют 50% внутричерепных образований.

Нейроглия включает макроглию и микроглию. Макроглия в эмбриональном периоде подобно нейронам развивается из эктодермы. Макрология подразделяется на астроцитарную, олигодендроцитарную и эпендимоцитарную глию. Соответственно, основу этих видов макроглии составляют астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты. В свою очередь астроциты подразделяются на протоплазматические (плазматические) и волокнистые (фиброзные, фибриллярные). Олигодендроциты подразделяются на три типа – крупные светлые клетки, мелкие темные и клетки промежуточной величины и электронной плотности (в раннем возрасте численность их одинакова, но у взрослого встречаются лишь темные олигодендроциты).

Эпендимоциты делятся на три вида – собственно эпендимоциты, хороидные эпендимоциты и танициты.

Микроглия, развивающаяся из мезенхимы, представлена микроглиоцитами, которые, по своим морфологическим и функциональным признакам, вероятнее всего, тоже неоднородны.

Кроме того, к глиальным структурам, находящимся в составе периферической нервной системы, относят клетки-сателлиты, или мантийные клетки, расположенные в спинальных, черепно-мозговых и вегетативных ганглиях, а также леммоциты, или шванновские клетки.

Астроциты. На долю астроцитов (или звездчатых глиальных клеток) приходится около 40% от всех глиоцитов. Астроциты – это многоотростчатые, самые крупные формы глиоцитов. Они встречаются во всех отделах ЦНС, но их количество различно: в коре больших полушарий их содержится 61,5%, в мозолистом теле – 54%, в стволе мозга – 33%.

Астроциты делятся на две подгруппы – протоплазматические (плазматические) и волокнистые, или фиброзные (фибриллярные). Протоплазматические астроциты встречаются преимущественно в сером веществе ЦНС. Для них характерны многочисленные разветвления коротких, толстых отростков. Волокнистые астроциты располагаются в основном в белом веществе ЦНС. От них отходят длинные, тонкие, незначительно ветвящиеся отростки.

Астроциты выполняют четыре основные функции – опорную, разграничительную (транспортную и барьерную), метаболическую (регуляторную) и защитную (иммунную и репаративную).

Олигодендроциты. Это обширная группа разнообразных мелких клеток с короткими немногочисленными отростками. Олигодендроцитов в коре больших полушарий содержится 29%, в мозолистом теле – 40%, в стволе головного мозга – 62%. Они встречаются в белом и сером веществе ЦНС. В белом веществе ЦНС олигодендроциты располагаются рядами, вплотную к проходящим здесь нервным волокнам. В сером веществе они расположены вдоль миелинизированных нервных волокон и вокруг тел нейронов, образуя с ними тесный контакт. Таким образом, олигодендроциты окружают тела нейронов, а также входят в состав нервных волокон и нервных окончаний. В целом, олигодендроциты изолируют эти образования от соседних структур и тем самым способствуют проведению возбуждения.

Различают три типа олигодендроцитов: крупные светлые клетки, мелкие темные и клетки промежуточной величины и электронной плотности. В раннем возрасте численность их одинакова, но у взрослого встречаются лишь темные олигодендроциты. Вероятнее всего, что продолжительность жизни светлых олигодендроцитов мала (не более нескольких недель); постепенно они превращаются в промежуточные (между светлыми и темными) по величине и плотности. Через несколько недель олигодендроцит трансформируется в темный олигодендроцит, который и является

последней стадией его созревания. По объему темная клетка составляет 25% от светлой клетки. В тканях ЦНС взрослого организма темные олигодендроциты видны как мелкие клетки с темным круглым ядром. Они встречаются в большом количестве как в сером, так и в белом веществе мозга.

Олигодендроциты выполняют две основные функции: 1) образование миелина как компонента изолирующей оболочки у нервных волокон в ЦНС; 2) трофическую функцию, включающую участие в регуляции метаболизма нейронов.

Эпендимоциты образуют эпендимную глию, или эпендиму (от греч. ependyma – верхняя одежда, т.е. выстилка). Эпендима – это однослойная выстилка полостей желудочков мозга и центрального канала спинного мозга (в которых содержится спинно-мозговая жидкость, или ликвор), состоящая из эпендимоцитов.

Эпендимоциты представляют собой клетки кубической или цилиндрической формы.

Помимо типичных эпендимоцитов (или просто эпендимоцитов) выделяют еще две их разновидности – хороидные эпендимоциты и таницииты.

Хороидные эпендимоциты (от греч. choroidea, или chorioidea – ткань, содержащая сосуды) – это эпендимоциты, локализованные в области сосудистых сплетений. Эти сплетения непосредственно причастны к образованию спинно-мозговой жидкости (ликвора). Хороидные эпендимоциты имеют кубическую форму. Эти клетки покрывают выпячивания мягкой мозговой оболочки, которые вдаются в просвет желудочков головного мозга (крыша III и IV желудочков, участки стенки боковых желудочков). Хороидные эпендимоциты являются барьером, через который фильтруются вещества, поступающие из кровеносных капилляров в ликвор. Поэтому хороидные эпендимоциты – это составная часть гематоликворного барьера.

Танициты – это специализированные клетки эпендимы в латеральных участках стенки III желудочка. Танициты поглощают вещества из ликвора и транспортируют их по своему отростку в просвет сосудов гипофиза, обеспечивая тем самым связь между ликвором, находящимся в просвете желудочков мозга, и кровью.

Функции эпендимной глии: 1) опорная (за счет базальных отростков), 2) образование барьеров – нейро-ликворного (с высокой проницаемостью) и гемато-ликворного, 3) ультрафильтрация компонентов ликвора, 4) участие в репаративных (пролиферативных) процессах ЦНС, в реализации трофической и защитной функции.

Микроглия представляет собой совокупность мелких удлиненных звездчатых клеток (микроглиоцитов) с короткими немногочисленными ветвящимися отростками. Микроглиоциты располагаются вдоль капилляров в ЦНС, в сером и белом веществе и являются вариантом блуждающих клеток. Количество микроглиоцитов в разных отделах головного мозга

относительно невысокое: в коре больших полушарий – 9,5%, в мозолистом теле – 6%, в стволе головного мозга – 8% от всех видов глиоцитов.

Основная функция микроглии – защитная (в том числе иммунная). Клетки микроглии – это специализированные макрофаги ЦНС, обладающие значительной подвижностью. Они могут активироваться и размножаться при воспалительных и дегенеративных заболеваниях нервной системы. Для выполнения фагоцитарной функции микроглиоциты утрачивают отростки и увеличиваются в размерах. Они способны фагоцитировать остатки погибших клеток (детрит). Активированные клетки микроглии ведут себя подобно макрофагам – они представляют антигены для Т- и В-лимфоцитов, секретируют ряд цитокинов.

Таким образом, мозг, отделившись от «общей» иммунной системы гематоэнцефалическим барьером, имеет собственную автономную иммунную систему, которая представлена микроглиоцитами, а также лимфоцитами спинно-мозговой жидкости. Именно эти клетки становятся активными участниками всех патологических процессов, сопровождающихся деструкцией мозговой ткани с образованием субстрата, который становится антигеном для соответствующих тканей мозга. Например, детрит миелина способствует еще большей демиелинизации аксонов.

Клетки микроглии играют очень важную роль в развитии поражений нервной системы при СПИДе. Они разносят (совместно с гематогенными моноцитами и макрофагами) вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) по ЦНС.

Лекция 3
ФИЗИОЛОГИЯ СИНАПТИЧЕСКОЙ ПЕРЕДАЧИ

1. Общая физиология синапса.
2. Локализация медиаторов и соответствующих нейронов в ЦНС.
3. Свойства химических синапсов.

1. Общая физиология синапса

Термины «синапс» и «синаптическая передача» были введены в физиологию Ч. Шеррингтоном в 1897 году. Исследуя деятельность ЦНС, он предположил, что между собой нейроны сообщаются с помощью специального синаптического механизма. *Синапс* – это морфофункциональное образование ЦНС, которое обеспечивает передачу сигнала с нейрона на другой нейрон или с нейрона на эффекторную клетку. Все синапсы ЦНС можно классифицировать следующим образом.

1. По локализации – центральные (головной и спинной мозг) и периферические (нервно-мышечный, нейро-секреторный, синапс вегетативной нервной системы). Центральные синапсы можно, в свою очередь, разделить

на: аксо-аксональные, аксо-дендритические (дендритные), аксо-соматические, дендро-дендритические, дендро-соматические и т.п.

2. По развитию в онтогенезе – стабильные (например, синапсы дуг безусловного рефлекса) и динамичные, появляющиеся в процессе индивидуального развития.

3. По конечному эффекту – тормозные (тормозящие) и возбуждающие.

4. По механизму передачи сигнала – электрические, химические, смешанные.

Химические синапсы можно классифицировать:

а) по форме контакта – терминальные (колбообразные соединения) и проходящие (варикозные расширения аксона);

б) по природе медиатора – холинергические (медиатор – ацетилхолин), адренергические (норадреналин, в отдельных случаях адреналин), дофаминергические (дофамин), серотонинергические (серотонин), ГАМК-ергические (медиатор – гамма-аминомасляная кислота), глицинергические (глицин), глютаматергические (глютамат), пептидергические (медиатор – пептиды), пуринергические (медиатор – АТФ), азотергические (медиатор – оксид азота NO) и другие.

Электрические синапсы (эфапсы). В основном они локализованы в стволе мозга, в том числе они обнаружены между нейронами мезенцефального ядра тройничного нерва, а также между нейронами вестибулярного ядра Дейтерса и ядер нижней оливы в продолговатом мозге. С точки зрения морфологии электрический синапс представляет собой щелевидное образование с ионными мостиками-каналами между двумя контактирующими клетками. Петли тока, при наличии потенциала действия (ПД), почти беспрепятственно проходят через такой щелевидный контакт и возбуждают, т.е. индуцируют, генерацию ПД в соседней клетке. В целом, синапсы обеспечивают очень быструю передачу возбуждения. Но в то же время с помощью этих синапсов нельзя обеспечить одностороннее проведение, т.к. большая часть таких синапсов обладает двусторонней проводимостью. Кроме того, с их помощью нельзя вызывать торможение эффекторной клетки.

Аналогом электрического синапса в гладких мышцах и в сердечной мышце являются щелевые контакты типа нексуса.

Химические синапсы представляют собой окончания аксона (терминальные синапсы) или его варикозную часть (проходящие синапсы).

Химический синапс состоит из трех компонентов (или элементов): пресинаптической части, постсинаптической части и синаптической щели. В пресинаптической части содержится медиатор, который под влиянием нервного импульса выделяется в синаптическую щель и, связываясь с рецепторами в постсинаптической части, вызывает ряд физиологических эффектов, в том числе изменение ионной проницаемости постсинаптической мембраны, что приводит к ее деполяризации (в возбуждающих синапсах) или гиперполяризации (в тормозных синапсах).

Пресинаптическая часть представляет собой расширенную конечную часть аксона. В ней содержатся митохондрии, агранулярная эндоплазматическая сеть, нейрофиламенты, нейротрубочки и синаптические пузырьки диаметром 20–65 нм, в которых находится нейромедиатор.

Постсинаптическая часть представлена постсинаптической мембраной, содержащей синаптические рецепторы (мембранные рецепторы), связывающиеся с нейромедиатором. Мембрана утолщена за счет скопления под ней плотного филаментозного белкового материала.

Синаптическая щель – ее ширина варьирует от 20–30 нм до 50 нм.

Любой химический синапс, независимо от природы медиатора и хеморецептора, активируется под влиянием потенциала действия, распространяющегося к пресинапсу от тела нейрона. Под влиянием потенциала действия происходит деполяризация пресинаптической мембраны, что повышает проницаемость кальциевых каналов пресинаптической мембраны и приводит к увеличению входа в пресинапс ионов Ca^{2+}. В ответ на это происходит высвобождение (выход из пресинапса) 100–200 порций (квантов) медиатора, что осуществляется путем экзоцитоза. Выйдя в синаптическую щель, медиатор взаимодействует со специфическими рецепторами постсинаптической мембраны. Активированные медиатором рецепторы непосредственно регулируют проницаемость ионных каналов постсинаптической мембраны. Взаимодействие медиатора с постсинаптическими рецепторами изменяет ионную проницаемость. В синапсах, в которых осуществляется возбуждение постсинаптической структуры, обычно происходит повышение проницаемости для ионов Na^+ или Ca^{2+}, что вызывает деполяризацию постсинаптической мембраны. Эта деполяризация получила название возбуждающего постсинаптического потенциала (или ВПСП). Если его величина достигает критического уровня деполяризации, то во внесинаптических областях генерируется ПД. В тормозных синапсах в результате взаимодействия медиатора с рецепторами, наоборот, происходит гиперполяризация (за счет, например, увеличения проницаемости для ионов калия и хлора). Этот вид изменения мембранного потенциала получил название тормозного постсинаптического потенциала (или ТПСП). В гиперполяризованном состоянии клетка снижает свою возбудимость и благодаря этому прекращает отвечать на внешние раздражители или уменьшает спонтанную активность.

Одновременно выделившийся в синаптическую щель медиатор может взаимодействовать с рецепторами, расположенными на пресинаптической мембране. Таким способом регулируется интенсивность последующего высвобождения медиатора, т.е. процесс экзоцитоза. Это получило название антидромного эффекта (или явления обратной связи).

После каждого цикла проведения нервного импульса медиатор разрушается с участием специфического фермента и подвергается удалению. Одновременно происходит обратный захват медиатора (например,

норадреналина) или продуктов его расщепления в пресинаптическую либо в постсинаптическую структуру.

Синтез медиатора совершается в пресинаптическом элементе, куда из крови или спинно-мозговой жидкости попадают исходные продукты (предшественники медиаторов) и ферменты, необходимые для его синтеза. Ферменты образуются в соме нейрона и по аксону, примерно со скоростью 6 мм/сутки, транспортируются в пресинаптическое окончание аксона, где используются в процессе синтеза медиатора. Угнетение активности этих ферментов фармакологическим путем может привести к истощению запасов медиатора в синапсе и снижению его функциональной способности. Затем образовавшийся медиатор путем активного транспорта вводится в синаптические везикулы (мелкие везикулы).

Синтез нейропептидов происходит подобно синтезу пептидных гормонов. Первоначально крупные аминокислотные последовательности образуются на рибосомах и помещаются в эндоплазматический ретикулюм. В цистернах аппарата Гольджи осуществляется протеолитический процесс расщепления крупных полипептидов на фрагменты с образованием активных пептидов, которые включаются в отпочковавшиеся крупные везикулы. Разные пептидные фрагменты могут оказаться в различных везикулах, которые транспортируются в нервные окончания нейрона. Синтез и упаковка в везикулы классических медиаторов и нейропептидов в нейроне происходят параллельно. Поэтому из его нервных окончаний освобождаются несколько различных медиаторов.

В основе освобождения медиатора из синапса лежит процесс экзоцитоза, который представляет собой разновидность активного транспорта, предназначенного в живых системах для выделения в окружающую среду гормонов, медиаторов, модуляторов и других веществ.

В роли медиатора выступают десятки и даже сотни химических веществ. Для того чтобы назвать вещество медиатором, используют следующие критерии:

1. Вещество выделяется из клетки при ее активации.
2. В клетке имеются ферменты для синтеза данного вещества.
3. В соседних клетках имеются белки-рецепторы, активируемые данным медиатором.
4. Фармакологический (экзогенный) аналог имитирует действие медиатора.

Наряду с медиаторами в синапсе есть модуляторы, т.е. вещества, которые прямо не участвуют в процессе передачи сигнала от нейрона к нейрону, но могут, однако, этот процесс существенно усиливать или ослаблять.

2. Локализация медиаторов и соответствующих нейронов в ЦНС

В разных отделах ЦНС расположены нейроны, имеющие различные медиаторы.

Ацетилхолин является медиатором альфа-мотонейронов спинного мозга и ствола (их аксоны заканчиваются нервно-мышечным синапсом), нейронов коры больших полушарий, ретикулярной формации мозга, преганглионарных нейронов вегетативной (симпатической и парасимпатической) нервной системы, ганглионарных нейронов парасимпатической нервной системы, а также нейронов сетчатки.

Дофамин является медиатором нейронов, сконцентрированных в среднем мозге (черная субстанция, покрышка мозга), в гипоталамусе, в симпатических ганглиях и в сетчатке. Аксоны дофаминергических нейронов достигают нейронов базальных ганглиев, лимбической системы, коры больших полушарий.

Норадреналин является медиатором нейронов, локализованных в голубом пятне ствола мозга (с проекцией в кору мозга, гипоталамус, мозжечок, спинной мозг), а также ганглионарных нейронов симпатической нервной системы.

Серотонин является медиатором серотонинергических нейронов, локализованных, главным образом, в ядрах шва ствола мозга (проекция аксонов в кору головного мозга, гипоталамус, мозжечок, спинной мозг) и в сетчатке.

Гистамин является медиатором нейронов сосцевидных телец гипоталамуса. Аксоны гистаминергических нейронов проецируются в кору мозга, таламус, базальные ганглии, мозжечок, спинной мозг.

Глютамат является медиатором возбуждающих нейронов, локализованных в различных отделах коры больших полушарий, в таламусе, базальных ганглиях, мозжечке, гипоталамусе, стволе мозга, спинном мозге, а также в сетчатке.

Глицин является медиатором тормозных нейронов, расположенных главным образом в спинном мозге и сетчатке.

ГАМК является медиатором тормозных нейронов коры мозга, мозжечка, ствола мозга, спинного мозга (совместно с глицином) и сетчатки.

АТФ является медиатором возбуждающих нейронов уздечки головного мозга, спинного мозга, афферентных нейронов, а также симпатических нейронов.

В последние годы в ЦНС выявлено большое число нейроактивных пептидов. Так же, как и медиаторы (нейротрансмиттеры), пептиды идентифицируются как нейроактивные вещества. Для них характерна следующая локализация в ЦНС:

- субстанция Р – головной мозг, окончания афферентных нейронов в ноцицептивной системе;
- вазопрессин, окситоцин – задний гипофиз, продолговатый мозг, спинной мозг;

- кортиколиберин – медиальное возвышение гипоталамуса и другие отделы мозга;
- тиреолиберин – гипоталамус, сетчатка. Соматолиберин – гипоталамус;
- соматостатин – гипоталамус и другие отделы мозга, желатинозная субстанция, сетчатка;
- эндорфины – гипоталамус, таламус, ствол мозга, сетчатка;
- нейротензин – гипоталамус, сетчатка;
- гастрин – гипоталамус, продолговатый мозг;
- глюкагон – гипоталамус, сетчатка;
- мотилин – нейрогипофиз, кора мозга, мозжечок;
- секретин – гипоталамус, таламус, обонятельная луковица, ствол мозга, кора мозга, перегородка, гиппокамп, стриатум.

Принцип Дейла. Английский нейрофизиолог, работавший в 1930–1950-е годы, Дж. Дейл сформулировал принцип «Один нейрон – один медиатор». Он полагал, что каждый нейрон выделяет один и тот же медиатор из всех своих (даже далеко удаленных) нервных окончаний. Доказательством тому служили данные о том, что медиатор ацетилхолин выделяется как из окончаний длинного аксона, который альфа-мотонейрон посылает к скелетной мышце, так и из короткого ответвления, которое, не покидая спинного мозга, активирует клетку Реншоу. Однако уже в 1960–1980-е годы было показано, что выделение многих классических медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, ГАМК) сопровождается одновременным высвобождением веществ – комедиаторов (нейропептидов). Например, в парасимпатических окончаниях одновременно с ацетилхолином выделяется вазоактивный интестинальный пептид. При этом медиатор обычно оказывает быстрое действие, а комедиатор – медленное или даже только модулирующее. Поэтому было предложено правило Дейла видоизменить: «Один нейрон – один быстрый медиатор».

Анализ тормозной передачи в спинном мозге вскоре заставил пересмотреть и это положение. Оказалось, что в большинстве тормозных синапсов спинного мозга одновременно из одного нейрона выделяются две быстрые тормозные аминокислоты – ГАМК и глицин. Новая редакция принципа Дейла стала звучать так: «Один нейрон – один быстрый синаптический эффект». В 1999 году были получены данные о том, что в спинном мозге из одного нейрона может выделяться быстрый тормозной медиатор (ГАМК) и быстрый возбуждающий медиатор (АТФ). Таким образом, можно полагать, что число и вид медиаторов, а также комедиаторов и модуляторов в синапсе может быть различным.

Нарушение продукции медиатора – достаточно распространенное явление среди людей. При этом основные симптомы, наблюдаемые в условиях дефицита медиатора, определяются его функцией:

- так, при нарушении синтеза ацетилхолина развивается миастения и старческая деменция (болезнь Альцгеймера);

- нарушение продукции дофамина вызывает развитие болезни Паркинсона и шизофрении;
- при нарушении продукции норадреналина и серотонина наблюдаются депрессии, галлюцинации, нарушения сна;
- снижение выработки гистамина вызывает вегетативные нарушения;
- снижение глютамата – эпилепсию, моторные нарушения, нарушения памяти, дегенеративные нарушения;
- снижение глицина – судорожный синдром;
- снижение ГАМК – хорею, судорожный синдром, депрессию;
- снижение АТФ – нарушение болевой чувствительности, сосудистые расстройства;
- снижение аденозина – судорожные состояния.

3. Свойства химических синапсов

Механизм функционирования химических синапсов обеспечивает реализацию ряда свойств, характерных для ЦНС.

1. Односторонняя проводимость – одно из важнейших свойств химического синапса. Морфологическая и функциональная асимметрия синапса является предпосылкой для существования односторонней проводимости.

2. Наличие синаптической задержки: для того, чтобы в ответ на генерацию ПД в области пресинапса выделился медиатор и произошло изменение постсинаптического потенциала (ВПСП или ТПСП), требуется определенное время (синаптическая задержка). В среднем ее продолжительность составляет 0,2–0,5 мс. Это очень короткий промежуток времени, но когда речь идет о рефлекторных дугах (нейронных сетях), состоящих из множества нейронов и синаптических связей, это латентное время суммируется и превращается в ощутимую величину, достигающую 300–500 мс. В ситуациях, встречающихся на автомобильных дорогах, это время оборачивается трагедией для водителя или пешехода.

3. Благодаря синаптическому процессу нервная клетка, управляющая данным постсинаптическим элементом (эффектором), может оказывать возбуждающее воздействие или, наоборот, тормозное.

4. В синапсах существует явление отрицательной обратной связи – антидромный эффект. То есть выделяемый в синаптическую щель медиатор может регулировать выделение следующей порции медиатора из этого же пресинаптического элемента путем воздействия на специфические рецепторы пресинаптической мембраны.

5. Эффективность передачи в синапсе зависит от интервала следования сигналов через синапс. Если этот интервал до некоторых пор уменьшать (учащать подачу импульса по аксону), то на каждый последующий ПД ответ постсинаптической мембраны (величина ВПСП или ТПСП) будет возрастать (до некоторого предела). Это явление облегчает передачу в синапсе,

усиливает ответ постсинаптического элемента (объекта управления) на очередной раздражитель; оно получило название «облегчение», или «потенциация». В основе его лежит накопление кальция внутри пресинапса.

Если частота следования сигнала через синапс очень большая, то из-за того, что медиатор не успевает разрушиться или удалиться из синаптической щели, возникает стойкая деполяризация или катодическая депрессия – снижение эффективности синаптической передачи. Это явление называется депрессией.

Если через синапс проходит много импульсов, то в конечном итоге постсинаптическая мембрана может уменьшить ответ на выделение очередной порции медиатора. Это называется явлением десенситизации – утратой чувствительности. В определенной мере десенситизация похожа на процесс рефрактерности (утрата возбудимости).

Синапсы подвержены процессу утомления. Возможно, что в основе утомления, т.е. временного падения функциональных возможностей синапса, лежат такие процессы, как

а) истощение запасов медиатора,

б) затруднение выделения медиатора,

в) десенситизация постсинаптических рецепторов.

С этой точки зрения утомление в синапсах можно рассматривать как интегральный показатель их функционирования.

Лекция 4

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

1. Основы рефлекторной теории.
2. Классификация рефлексов.
3. Торможение в ЦНС.
4. Свойства нервных центров.
5. Принципы координации деятельности ЦНС.

1. Основы рефлекторной теории

Исторические аспекты рефлекторной теории. Идею о том, что организм, наделенный нервной системой, способен отвечать на действие внешних раздражителей по типу «кнопка–ответ», высказал французский философ и врач Рене Декарт (XVII в.). Термин «рефлекс» был введен Иржи Прохазкой (конец XVIII в.). Огромный вклад в разработку рефлекторной теории внесли выдающиеся российские физиологи – И.М. Сеченов, И.П. Павлов, А.А. Ухтомский, П.К. Анохин и ряд других ученых.

В своей знаменитой книге «Рефлексы головного мозга» И.М. Сеченов в 1863 году утверждал, что все сознательное и бессознательное совершается

по типу рефлекса (рефлекс–отражение). В этой же книге он обосновал идею о том, что рефлекторная деятельность происходит с участием тормозных процессов в ЦНС, существование которых он доказал экспериментально.

И.П. Павлов в начале XX века сделал решающий шаг в понимании сущности рефлекторной деятельности ЦНС. Разделяя идею о рефлексе как основе деятельности ЦНС, И.П. Павлов выделил особый класс рефлексов, который он назвал «условными рефлексами». На протяжении более трех десятилетий он подробно изучил условные рефлексы и сформулировал важное положение о том, что в основе высшей нервной деятельности человека и животных лежат условные рефлексы, которые формируются на базе безусловных рефлексов за счет появления временных связей.

А.А. Ухтомский в 1923 году создал учение о доминанте – это одно из самых фундаментальных представлений, позволяющих понять принцип рефлекторной деятельности мозга.

В работах И.М. Сеченова, И.П. Павлова и А.А. Ухтомского были сформулированы и обоснованы основные принципы рефлекторной теории, в том числе принцип детерминизма (причинности), принцип анализа и синтеза и принцип единства структуры и функции. Согласно этим принципам, любой рефлекс возникает под влиянием определенной причины, т.е. он причинно обусловлен. Рефлекс представляет собой внешнее отражение процессов анализа и синтеза сенсорных сигналов, происходящих в соответствующих отделах спинного или головного мозга. Для формирования и реализации рефлекса необходимо наличие в нервной системе определенных структур (нейронов), объединенных соответствующим образом друг с другом и имеющих необходимое функциональное состояние, обеспечивающее их взаимодействие.

П.К. Анохин – один из учеников И.П. Павлова, считал, что все многообразие деятельности человека и животного можно объяснить на основе созданной им концепции функциональных систем (ФС), механизмы которых лежат в основе целенаправленной деятельности человека. Эта концепция представляет собой следующий этап в развитии рефлекторной теории, так как позволяет понять, каким образом используется и организуется тот огромный запас сформированных в процессе филогенеза и онтогенеза рефлексов. Ему принадлежит идея о существовании в мозговых структурах таких функциональных блоков, как блок афферентного синтеза, блок принятия решения, блок эфферентного синтеза, блок акцептора результата действия.

В основе функциональной организации деятельности ЦНС лежит рефлекторный (отражательный) принцип – любые проявления работы мозга, по существу, можно расценивать как ответы на те или иные внешние и внутренние воздействия. В настоящее время существуют различные варианты определения термина «рефлекс». *Рефлекс* (от лат. reflexus – повернутый назад, отраженный) – закономерная ответная реакция организма на

действие раздражителя, возбуждающего сенсорные рецепторы, которая осуществляется при обязательном участии ЦНС.

Промежуток времени от приема информации от рецептора до ответной реакции составляет 1–5 с, и называется *латентным* (скрытым) *периодом*, или *временем рефлекса*. Оно складывается из многих факторов – восприятие раздражителя, проведение возбуждения по афферентному пути, передача возбуждения на эфферентный нейрон, проведение возбуждения от этого нейрона к мышце, переход возбуждения через нервно-мышечный синапс, инициация сокращения. При этом время, в течение которого происходит передача возбуждения в структурах ЦНС, получило название центрального времени рефлекса (ЦВР). Этот показатель отражает число синапсов, входящих в состав данной рефлекторной дуги.

Осуществление любого рефлекса – от простейшего отдергивания руки при ожоге до сложной сознательной деятельности человека – требует обязательного выполнения четырех основных операций:

1) прием информации от рецептора,

2) расшифровка этой информации и программирование адекватного ответа,

3) реализация ответа путем передачи сигнала к исполнительным органам (мышцам, железам),

4) контроль за правильностью осуществления программы.

Последний этап замыкает круг непрерывной циркуляции нервных импульсов, формируя рефлекторное кольцо. При этом рецепторы воспринимают не только раздражения, но и ответ на них. Рецепторный контроль за ходом реализации запрограммированного ответа позволяет ЦНС своевременно зарегистрировать отклонения от намеченного плана и внести нужные поправки.

Рефлекторная дуга и ее основные звенья. Структурной основой рефлекса является *рефлекторная дуга*, или *рефлекторный путь*. *Рефлекторная дуга* – это совокупность образований, необходимых для осуществления рефлекса. В случае безусловных рефлексов рефлекторная дуга формируется независимо от жизненного опыта индивидуума, т.е. ее становление генетически запрограммировано. Условно-рефлекторный процесс требует создания новой рефлекторной дуги на базе дуги безусловного рефлекса. Генетически запрограммированная цепь нейронов является лишь компонентом вновь создаваемой цепи нейронов.

Элементарная рефлекторная дуга безусловного рефлекса состоит из пяти основных звеньев. Она начинается рецепторами, которые трансформируют энергию внешнего раздражения в энергию нервного импульса. Импульс с участием афферентного нейрона поступает в центральную нервную систему, где непосредственно или опосредованно (через вставочный нейрон) передается на эфферентный нейрон, аксон которого передает команду в виде потенциала действия эффектору (мышечному волокну, секреторной клетке, другому нейрону).

В зависимости от сложности рефлекторной дуги (судят по величине центрального времени рефлекса) различают моно- и полисинаптические рефлекторные дуги.

Самая простая рефлекторная дуга – *моносинаптическая*. Она состоит из двух нейронов – афферентного и эфферентного. Обычно латентный период достигает в таком случае 50–100 мс, а центральное время рефлекса достигает 3,5 мс. Примером моносинаптического рефлекса являются спинальные рефлексы, возникающие в ответ на растяжение мышцы, например, коленный рефлекс.

Чаще дуга рефлекса представлена тремя и более последовательно соединенными нейронами – афферентным, вставочными и эфферентным. Их называют *полисинаптическими* рефлексами. Центральное время рефлекса у них больше – 3,5 мс. Примером таких рефлексов является сгибательный рефлекс, возникающий при раздражении рецепторов кожи серной кислотой. Все дуги условных рефлексов являются полисинаптическими, причем часть нейронов, входящих в состав их дуги, обязательно находятся в коре большого мозга.

Рефлекторное кольцо, или рефлекторный круг, – это совокупность образований для осуществления рефлекса и передачи информации о характере и силе рефлекторного действия в ЦНС. Оно включает в себя рефлекторную дугу и обратную афферентацию от эффекторного органа в ЦНС.

Рецептивное поле – это определенный участок воспринимающей чувствительной поверхности организма с расположенными здесь рецепторными клетками, раздражение которых вызывает рефлекторную реакцию. Рецептивные поля разных рефлексов имеют определенную локализацию, а рецепторные клетки – соответствующую специализацию для оптимального восприятия адекватных раздражителей.

Рецепторы как начальное звено рефлекторной дуги. В зависимости от локализации, если рассматривать организм снаружи внутрь, различают следующие виды рецепторов:

1) экстероцепторы (экстерорецепторы) воспринимают раздражение из внешней среды (от лат. экстернус – наружный). Они расположены в наружных покровах тела (коже и слизистых оболочках) и входят в состав сенсорных систем организма;

2) проприоцепторы (проприорецепторы) располагаются глубже – в опорно-двигательном аппарате, т.е. в толще стенок собственно тела (от лат. проприус – собственный). Они воспринимают раздражения в суставных капсулах, связках, фасциях, сухожилиях, мышцах;

3) интероцепторы (интерорецепторы) получают раздражения при изменениях химического состава внутренней среды организма и давления в тканях и органах (от лат. интернус – внутренний, находящийся внутри).

Таким образом, каждый слой нашего организма пронизан рецепторами. Они перерабатывают различные раздражения в нервный импульс, который по нервным волокнам в качестве закодированной информации поступает в мозг.

Формы рецепторов, которыми располагает организм человека и животных для объективного восприятия изменений, происходящих во внешней и внутренней среде, весьма многообразны. Экстероцепторы регистрируют воздействие тепла, холода, давления, механического повреждения и прикосновения; проприоцепторы воспринимают информацию о положении тела в пространстве, о земном притяжении, о состоянии мышц и сухожилий; интероцепторы информируют о состоянии внутренних органов, сосудов и т.п.

Многообразие рецепторов, которыми располагает человек, обеспечивает ему объективную информацию об окружающем мире, о процессах, в нем протекающих. Нарушение какого-либо рецепторного канала компенсируется двумя-тремя дублирующими информационными системами и не нарушает объективности восприятия. Так, положение тела в пространстве контролируется в основном тремя системами – органом зрения, вестибулярным аппаратом внутреннего уха и проприоцепторами. Нарушение правильного представления о положении тела в пространстве приводит к расстройству движений человека, к неустойчивости, шаткости походки. Но если нарушен только один рецепторный канал, то нарушения координации движений не происходит, поскольку дублирующие каналы поступления информации в мозг сохранены. Так, точность движений не страдает при слепоте или при нарушении чувствительности мышц и сухожилий, но при сочетании этих расстройств (что бывает относительно редко) возникает неустойчивость, ходьба затрудняется. Необходимость получения максимально полной информации о внешнем мире определяет, с одной стороны, разнообразие рецепторов, а с другой – формирование специальных центров анализа каждого рецепторного канала и центров сопоставления и суммирования информации, поступающей по дублирующим каналам. Именно поэтому нервная система состоит из двух отделов: центральной нервной системы, представленной спинным и головным мозгом, и периферической, представленной нервами, связывающими различные рецепторы с ЦНС и в обратном направлении – ЦНС с рабочими (исполнительными) органами – мышцами и железами.

2. Классификация рефлексов

С учетом уровня эволюционного развития выделяют шесть основных видов рефлексов:

1) элементарные безусловные рефлексы;
2) координационные безусловные рефлексы;
3) интегративные безусловные рефлексы;
4) сложнейшие безусловные рефлексы, или инстинкты;
5) элементарные условные рефлексы;
6) сложные формы высшей нервной деятельности.

Элементарные безусловные рефлексы представлены простыми рефлекторными реакциями, осуществляемыми на уровне отдельных сегментов спинного мозга. Они имеют местное значение, вызываются локальным

раздражением рецепторов данного сегмента тела и проявляются в виде локальных сегментарных сокращений поперечно-полосатой мускулатуры. Функциональная роль этой категории рефлексов заключается в обеспечении простейших приспособительных реакций к внешним воздействиям местного значения, а также в приспособительных изменениях отдельных внутренних органов.

Координационные безусловные рефлексы представляют собой согласованные действия локомоторной функции или комплексные реакции вегетативных функциональных объединений внутренних органов. Эти рефлексы вызываются раздражением определенных групп внешних или внутренних рецепторов, а их эффект формирует сложные координационные акты сокращения и расслабления, возбуждения или торможения деятельности ряда внутренних органов.

Функциональное назначение координационных безусловных рефлексов – формирование на базе локальных элементарных безусловных рефлексов целостных, целенаправленных локомоторных актов или гомеостатических систем организма.

Интегративные безусловные рефлексы представляют собой дальнейший шаг в интеграции отдельных безусловных рефлексов, осуществляющих сложные двигательные локомоторные функции организма в тесной связи с вегетативным обеспечением, формируя тем самым комплексные поведенческие акты, имеющие определенное биологическое значение. Рефлекторные реакции этого типа инициируются такими биологически важными стимулами, как пищевые и болевые раздражители. Интегративные безусловные рефлексы всегда носят целостный системный характер, включая достаточно выраженные соматические и вегетативные компоненты. Их реализация оказывается весьма пластичной, тесно связанной со многими сильно развитыми проприоцептивными обратными связями, обеспечивающими точную коррекцию выполняемого сложного поведенческого акта в соответствии с изменениями в состоянии организма. Пример такой реакции – ориентировочная реакция. Биологическое значение последней заключается в перестройке организма, которая обеспечивает оптимальную подготовку к восприятию и быстрому анализу нового неизвестного сигнала в целях организации рационального ответа.

Сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты) представляют собой видовые стереотипы поведения, организующиеся на базе интегративных рефлексов по генетически заданной программе. В качестве запускающих раздражений выступают стимулы, имеющие отношение к питанию, защите, размножению и другим биологически важным потребностям организма.

Сложнейшие безусловные рефлексы образованы последовательными интегративными реакциями, построенными таким образом, что завершение одной реакции становится началом следующей. Адаптивность инстинктов усиливается благодаря наслоению на сложнейшие безусловные рефлексы условных, приобретаемых на ранних этапах онтогенеза.

Элементарные условные рефлексы проявляются в интегративных реакциях, вызываемых ранее индифферентными раздражителями, приобретающими сигнальное значение в результате жизненного опыта или подкрепления их безусловными сигналами, имеющими биологическое значение. Основным принципиальным отличием этой категории рефлекторных реакций является то, что они образуются в процессе индивидуальной жизни. Условно-рефлекторные реакции образуются, усложняются, видоизменяются на протяжении всей жизни; наиболее простые из них формируются в раннем возрасте. Условнорефлекторные реакции дают возможность организму заблаговременно отвечать на приближающиеся жизненно важные ситуации. В психической сфере деятельности человека условные рефлексы закладывают начало ассоциативному способу мышления.

Сложные формы высшей нервной деятельности представлены психическими реакциями, возникающими на основе интеграции элементарных условных рефлексов и аналитико-синтетических механизмов абстрагирования. Абстрагирование от конкретного содержания безусловных подкрепляющих раздражителей обеспечивает возможность более полного и целостного восприятия окружающего мира, адекватного прогнозирования и программирования поведения. В качестве вызывающих подобные реакции стимулов обычно выступают сложные комплексные раздражители.

За вековой период систематического изучения рефлексов накопилось много вариантов их классификации. В основу различных классификаций рефлексов положены самые разнообразные критерии (табл. 1).

Таблица 1 –Классификация рефлексов

Критерий классификации	Виды рефлексов
А. Безусловные, или врожденные, рефлексы	
Появление в филогенезе (по А.Б. Когану)	Элементарные, координационные, интегративные, а также сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты)
Изменение в онтогенезе	Постоянные, рудиментарные, исчезающие с определенного периода онтогенеза, возникающие в период полового созревания
Состояние здоровья	Рефлексы здорового организма, патологические рефлексы (возникающие, например, при нарушении функции спинного мозга)
Число синапсов	Моносинаптические, полисинаптические
Тип рецепторов, активация которых вызывает рефлекс	Экстероцептивные (болевые, температурные, тактильные); интероцептивные (хеморецепторные, барорецепторные, осморецепторные); проприоцептивные (с рецепторов мышц, сухожилий и суставов)
Локализация рефлексогенных зон, т.е. скопление рецепторов	Аортальные, каротидные (с зоны сонной артерии), кожные, сухожильные, сердечные, сосудистые, висцеральные, мышечные

Критерий классификации	Виды рефлексов
Отдел мозга, необходимый для реализации рефлекса	Спинно-мозговые, стволовые (бульварные, мезенцефальные, понтийные), диэнцефальные, мозжечковые
Системы мозга, ответственные за реализацию рефлекса	Вегетативные (симпатические, парасимпатические, метасимпатические), двигательные, сенсорные
Эффекторный орган, деятельность которого изменяется при реализации рефлекса	Сердечные, сосудистые, дыхательные, бронхиальные, мышечные, слюноотделительные, желчеотделительные, терморегуляционные
Функция или эффект, возникающий при реализации рефлекса	Дыхательный, чихательный, кашлевой, сосательный, жевательный, слюноотделительные, желчеотделительные, сокоотделительные, всасывательные, хватательный, локомоторный, статокинетические, статические, миотатические, разгибательные, сгибательные, нистагм глаз, эрекционный, эякуляционный, дефекационный, мочеиспускательный, ортостатический, клиностатический и др.
Биологическое значение	Пищевые, питьевые, оборонительные, защитные, половые, родительские и т.д.
Потребности, удовлетворяемые при реализации рефлекса (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (питьевые, пищевые, рефлексы цикла «сон–бодрствование», оборонительные, рефлекс экономии сил); зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, рефлексы лидера в стае и подчиненного самца, рефлексы хозяина занимаемой территории и рефлексы пришельца), рефлексы саморазвития (рефлекс свободы, или рефлекс рабства, подражательные, игровые, ориентировочные)
Б. Инстинкты (сложные безусловные рефлексы)	
Потребности, удовлетворяемые при реализации инстинкта (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (пищевые, питьевые, оборонительные, регулирующие цикл «сон–бодрствование», рефлекс экономии сил), зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, стадные, инстинкты доминирования и территориального поведения, включая инстинкты миграции, инстинкты эмоционального резонанса) и инстинкты саморазвития (поисково-исследовательские, или информационные, инстинкты сопротивления, или рефлекс свободы, инстинкты превентивной «вооруженности» – имитационные и игровые)
В. Условные, или приобретенные, рефлексы	
Вид условного раздражителя	Натуральные и искусственные
Вид рецепторов, на которые воздействует условный сигнал	Экстероцептивные (при раздражении кожных рецепторов, фоторецепторов, фонорецепторов), интероцептивные (при раздражении барорецепторов, хеморецепторов, волюморецепторов и др.), проприоцептивиые (при раздражении рецепторов мышц, сухожилий и суставов)
Вид анализатора или органа, возбуждение которого вызывает рефлекс	Зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, кожные, с мочевого пузыря, с желудка, кишечника и пр.
Вид энергии условного сигнала	Звуковые, световые, температурные, механические

Критерий классификации	Виды рефлексов
Структура условного сигнала (простой сигнал, сложный сигнал)	Простые (в том числе рефлекс на время) и сложные, или комплексные (рефлексы на одновременные и последовательные комплексные раздражители, рефлексы на цепи раздражителей, ситуационные, или обстановочные, условно-рефлекторное переключение, рефлексы на отношение раздражителей
Совпадение во времени действия условного сигнала и подкрепления	Наличные – совпадающие (короткоотставленные), отставленные и запаздывающие; следовые
Конечный результат рефлекса	Вегетативные, или классические, или рефлексы I типа, или рефлексы Павлова (сердечно-сосудистые, дыхательные, потоотделительные, пищевые, мочевыделительные, половые), оперантные, или инструментальные, или рефлексы II типа, или рефлексы Конорского (разнообразные произвольные двигательные акты), интеллектуальные (артикуляционные, фонационные, мыслительные, мнемические, экстраполяционные и др.)
Потребности, удовлетворяемые при реализации условного рефлекса (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (пищевые, защитные, или оборонительные, статокинетические, локомоторные, гомеостатические), зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, территориальные), идеальные, или духовные, или саморазвития (исследовательские, имитационные, или подражательные; в целом – рефлексы цели)
Сложность (последовательность) формирования условного рефлекса	Рефлексы первого порядка, или первичные рефлексы, и рефлексы высшего порядка (второго, третьего и т.д., либо вторичные, третичные и т.д.)
Область коры, принимающая участие в формировании условного рефлекса	Рефлексы первой (I) сигнальной системы действительности и рефлексы второй (II) сигнальной системы действительности, в том числе реализующие речь, мышление, память, внимание
Наличие действия при реализации условного рефлекса	Положительные (вызывают какое-либо действие) и отрицательные (вызывают торможение деятельности)
Изменение адаптационных возможностей	Повышающие адаптационные возможности организма («полезные» рефлексы), не меняющие их («нейтральные» рефлексы) или снижающие их («вредные» рефлексы, или вредные привычки, патологические рефлексы)
Отсутствие классического начала или классического завершения условного рефлекса (по П.С. Кулакову)	Укороченный условный рефлекс первого типа (не имеющий завершения) и укороченный рефлекс второго типа (не имеющий классического начала); тонический условный рефлекс
Появление в филогенезе (по А.Б. Когану)	Элементарные условные рефлексы и сложные формы высшей нервной деятельности

Все рефлексы в зависимости от их происхождения или способа формирования в процессе индивидуального развития следует разделить на три группы:

а) простые безусловные рефлексы;

б) сложные безусловные рефлексы, или инстинкты;
в) условные рефлексы.

Первые две группы рефлексов являются врожденными, т.е. передающиеся по наследству и характерные только для данного вида, а третьи – приобретаются в процессе индивидуального развития. Внутри каждой группы все рефлексы можно разделить в зависимости от того, какие потребности они удовлетворяют (биологические, социальные и идеальные), какие органы и системы участвуют в ответной реакции организма при реализации данного рефлекса, возбуждение каких рецепторов приводит к развитию этих рефлексов (табл. 1).

3. Торможение в ЦНС

Торможение – это местный нервный процесс, приводящий к угнетению или предупреждению возбуждения. Одна из характерных черт тормозного процесса – отсутствие способности к активному распространению возбуждения по нервным структурам.

Впервые идею о том, что в ЦНС помимо возбуждения существует процесс торможения, высказал И.М. Сеченов. Исследуя рефлекторную деятельность лягушки с сохраненными зрительными буграми, И.М. Сеченов определял время сгибательного рефлекса – в ответ на погружение лапы животного в раствор кислоты происходило сгибание конечности в тазобедренном и коленном суставах. При помещении на зрительный бугор (таламус) лягушки кристаллов поваренной соли в опытах И.М. Сеченова возникало торможение – удлинение времени сгибательного рефлекса. Это наблюдение позволило И.М. Сеченову прийти к выводу о наличии в ЦНС процесса торможения. В последующем такой вид торможения получил название *сеченовское*, или *центральное, торможение*.

С точки зрения физиологических механизмов, лежащих в основе торможения безусловных и условных рефлексов в ЦНС, в настоящее время принято различать первичное и вторичное торможение. *Первичное торможение* является результатом активации особых тормозящих структур (тормозящих нейронов), действующих на тормозимую клетку и вызывающих в ней торможение как первичный процесс без предварительного возбуждения. К первичному торможению относятся пресинаптическое и постсинаптическое торможение. Разновидностью постсинаптического являются реципрокное торможение, возвратное (антидромное) и латеральное. *Вторичное торможение* возникает в клетке без действия на нее специфических тормозящих структур, а как следствие ее возбуждения, т.е. вторично. К вторичному торможению относят пессимальное торможение и торможение вслед за возбуждением (схема 1). Среди процессов торможения в коре больших полушарий, в результате которых временно прекращается реализация условных рефлексов, принято выделять внешнее торможение, пессимальное торможение и внутреннее (условное) торможение. Последнее включает: дифференцировочное, угасательное, запаздывающее, условно-тормозное торможение.

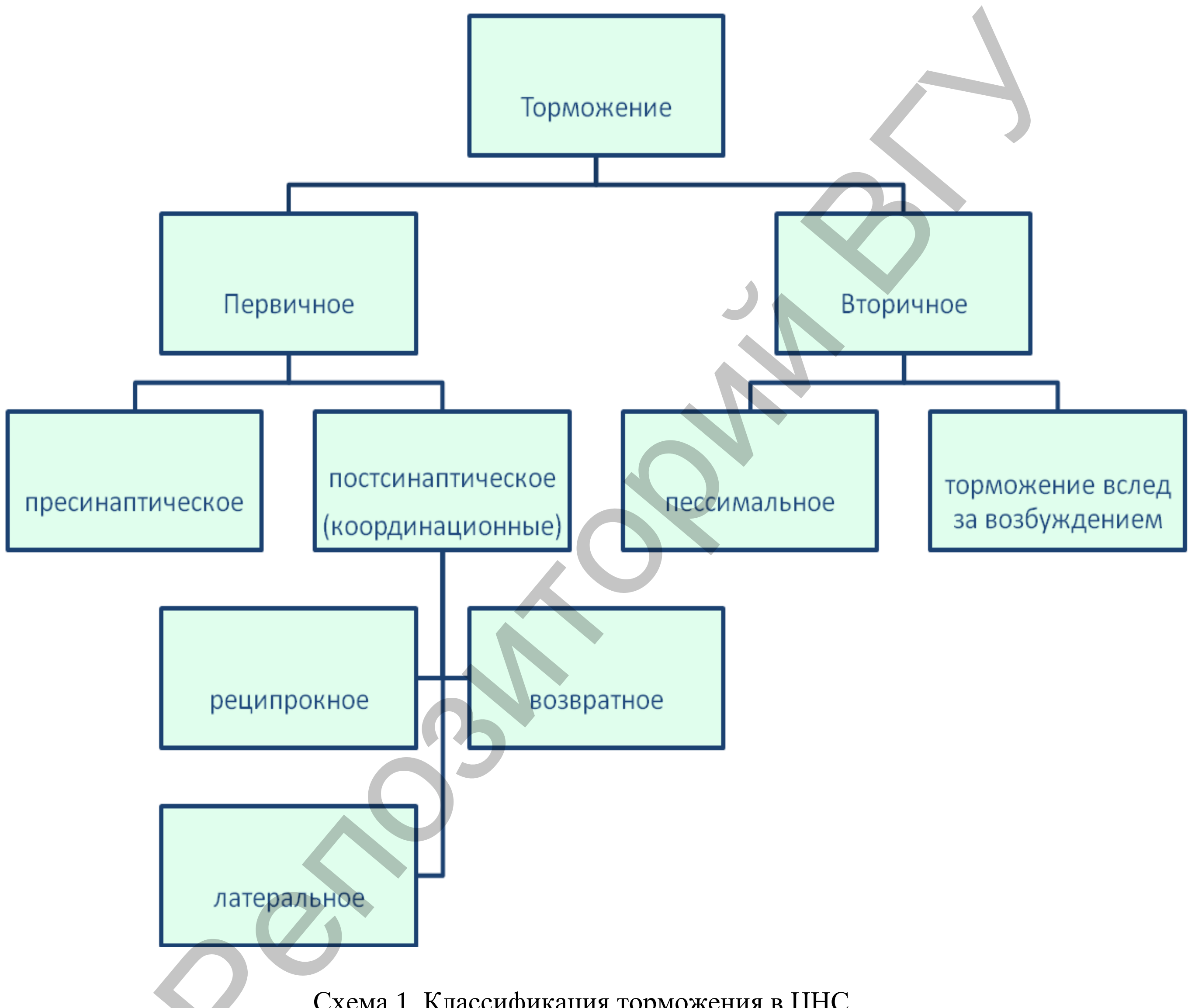


Схема 1. Классификация торможения в ЦНС.

Тормозные нейроны в ЦНС. Любой вид первичного торможения осуществляется с участием специализированных вставочных нейронов, или интернейронов, которые получили название тормозных нейронов. Часть этих нейронов называются по имени автора, описавшего соответствующий тип (например, клетки Реншоу, клетки Уилкинсона, грушевидные клетки Пуркинье в мозжечке, звездчатые клетки коры и другие). Их аксоны образуют контакты непосредственно с тормозимой клеткой, либо аксоны тормозных клеток взаимодействуют с аксоном возбуждающего нейрона. Последний направляется к тормозимому нейрону, образуется аксо-аксональный синапс, который блокирует проведение возбуждения по аксону, и возбуждающий сигнал не доходит до тормозимого нейрона. Тормозные нейроны имеются во всех отделах ЦНС, но особенно их много в спинном мозге, в мозжечке, в базальных ядрах и в коре больших полушарий.

Постсинаптическое, или координационное, торможение развивается в основном в аксо-дендритных синапсах. Основой постсинаптического торможения является гиперполяризация постсинаптической мембраны тормозимого нейрона, представляющая собой тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП). В качестве медиатора постсинаптического торможения могут выступать гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глицин, норадреналин, дофамин, серотонин, эндогенные бензодиазепины (эндозепины), эндогенные опиоиды (эндорфин, энекефалин и др.), некоторые аминокислоты и пептиды. Все они приводят к повышению проницаемости постсинаптической мембраны тормозимого нейрона к ионам K^{+} и Cl^{-}, в результате чего возникает ТПСП. Важным условием эффективности тормозного процесса является наличие на тормозимом нейроне соответствующих рецепторов, способных воспринять тормозной медиатор.

Пресинаптическое, или фильтрационное, торможение является частным случаем синаптических тормозных процессов, проявляющихся в подавлении активности тормозимого нейрона в результате уменьшения эффективности действия возбуждающих синапсов еще на пресинаптическом уровне. Оно развивается в пресинаптическом звене путем угнетения процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями.

Реципрокное торможение (от лат. reciprocus – взаимный) было открыто английским физиологом Ч. Шеррингтоном и российским физиологом Н.Е. Введенским. Этот вид торможения основан на том, что одни и те же афферентные пути, через которые осуществляется возбуждение одной группы нервных клеток, обеспечивают через вставочные нейроны торможение других групп нейронов. Реципрокное торможение характерно как для спинного мозга, так и для головного

Возвратное, или антидромное, торможение наблюдается в отношении альфа-мотонейронов спинного мозга. При возбуждении альфа-мотонейрона нервный импульс направляется к мышечным волокнам, возбуждая их. Одновременно по коллатерали, идущей к тормозному нейрону (клетка

Реншоу), импульс возбуждает эту тормозную клетку, которая в свою очередь вызывает торможение возбужденного ранее альфа-мотонейрона. Таким образом, альфа-мотонейрон, активируясь, через систему тормозного нейрона сам себя (возвратно, или антидромно) затормаживает. Чем выше активность альфа-мотонейрона, тем выраженнее тормозное влияние клеток Реншоу на этот нейрон.

Латеральное торможение рассматривается как вариант возвратного торможения. Оно играет важную роль в организации обработки информации нейронами сетчатки. Суть его сводится к следующему. Под влиянием квантов света активируется фоторецептор. В свою очередь это вызывает изменение активности биполярной клетки, связанной с данным фоторецептором. Одновременно активируется рядом расположенный тормозной нейрон, который блокирует проведение возбуждения от соседнего фоторецептора к ганглиозной клетке. Тем самым происходит «вытормаживание» информации в соседних участках. Таким способом создаются условия для четкого видения предмета.

Общее центральное торможение открыто в 1937 году И.С. Беритовым. Это нервный процесс, который развивается при любой рефлекторной деятельности. Он захватывает почти всю ЦНС, включая центры головного мозга. Такое торможение проявляется раньше, чем возникнет какая-либо двигательная реакция. Общее центральное торможение может проявляться при такой малой силе раздражителя, при которой двигательный эффект еще отсутствует. Такое торможение обеспечивает концентрацию возбуждения в определенных группах вставочных и двигательных нейронов, препятствуя возникновению других рефлекторных или поведенческих актов, которые могли бы возникнуть под влиянием раздражителей. Общее центральное торможение играет важную роль в создании целостной поведенческой деятельности, а также в обеспечении избирательного возбуждения определенных рабочих органов.

Пессимальное торможение развивается в возбуждающих синапсах в результате сильной и длительной деполяризации постсинаптической мембраны приходящими сюда импульсами, что приводит к аккомодационным изменениям и снижению возбудимости в постсинаптической мембране. Этот вид торможения лежит в основе пессимального торможения условнорефлекторной деятельности в коре больших полушарий.

Торможение вслед за возбуждением возникает всякий раз на фоне следовой гиперполяризации мембраны нейрона после очередного его возбуждения. Для него характерен сравнительно кратковременный период существования, так как он определяется лабильностью нейрона, т.е. скоростью восстановления исходного уровня мембранного потенциала после генерации очередного потенциала действия.

4. Свойства нервных центров

Нервный центр – совокупность структур центральной нервной системы, координированная деятельность которых обеспечивает регуляцию отдельных функций организма или определенный рефлекторный акт. Нервные центры имеют ряд общих свойств, что во многом определяется структурой и функцией синаптических образований.

1. Одностороннее проведение возбуждения. В ЦНС – в ее нервных центрах, внутри рефлекторной дуги и нейронных цепей – возбуждение идет в одном направлении – от пресинаптической мембраны к постсинаптической, т.е. вдоль рефлекторной дуги от афферентного нейрона к эфферентному. Это связано со свойствами синапсов: для химических – с выработкой медиаторов в пресинаптической части синапса, диффузией их через синаптическую щель к хеморецепторам постсинаптической мембраны, а для большинства электрических синапсов – с полупроводниковыми свойствами их синаптических мембран. Это организует деятельность ЦНС и является одним из принципов координационной деятельности ЦНС.

2. Замедление проведения возбуждения в нервных центрах. Замедление проведения возбуждения по нервным центрам получило название *центральной задержки*. Она обусловлена медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так как затрачивается время на следующие процессы: выделение медиатора из пресинаптических везикул, трансфузия его через синаптическую щель к постсинаптической мембране и генерация возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП). При этом истинная синаптическая задержка (до начала генерации ВПСП) составляет 0,5 мс, а вместе со временем генерации ВПСП она достигает 1,5–2,5 мс.

3. Суммация возбуждения и суммация торможения. Принято выделять два вида суммации – временную и пространственную.

Временная, или последовательная, суммация проявляется в том, что в области постсинаптической мембраны происходит суммация следов возбуждения во времени, т.е. на нейроне в области его аксонного холмика происходит интеграция событий, разыгрывающихся на отдельных участках мембраны нейрона на определенном отрезке времени.

Пространственная суммация возбуждения проявляется в суммировании на аксонном холмике нейрона постсинаптических потенциалов, которые возникают одновременно в различных точках этого нейрона в ответ на приходящие от других нейронов потенциалы действия.

В ЦНС имеет место сочетание двух видов суммации возбуждения (временной и пространственной).

4. Явление окклюзии (или закупорки). Это явление было открыто Ч. Шеррингтоном. Оно отражает эффект взаимодействия между собой двух импульсных потоков, при котором имеет место взаимное угнетение рефлекторных реакций: *суммарная ответная реакция (рефлекс), вызываемая одновременным воздействием двух потоков, меньше, чем сумма двух реакций,*

возникающих при действии каждого из этих двух потоков в отдельности. Согласно Ч. Шеррингтону, явление окклюзии объясняется перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными звеньями двух взаимодействующих рефлексов. Ч. Шеррингтон считал, что явление окклюзии, или закупорки, отражает характерный для ЦНС принцип конвергенции – схождения афферентных путей на одном теле эфферентного нейрона. Явление окклюзии используют в физиологических экспериментах для определения общего звена для двух путей распространения импульсов. Если имеется общее звено, то одновременное раздражение двух путей с максимальной интенсивностью вызывает ответ меньшей интенсивности, чем сумма ответов, получаемых при раздельном раздражении этих путей стимулами той же интенсивности.

5. Явление облегчения проявляется в том, что при совместном раздражении рецептивных полей двух рефлексов наблюдается усиление реакций организма на действие двух раздражителей одновременно. То есть суммарная реакция выше суммы реакции при изолированном раздражении каждого из этих рецептивных полей. Явление облегчения объясняется тем, что часть общих для обоих рефлексов нейронов возбуждается лишь при совместном действии двух потоков импульсов, в то время как при изолированном действии эти нейроны в силу низкой возбудимости не активируются. Подобно явлению окклюзии, явление облегчения демонстрирует наличие конвергентных процессов в ЦНС.

6. Трансформация ритма возбуждения заключается в способности нейрона изменять ритм приходящих импульсов. Особенно четко проявляется свойство трансформации ритма при раздражении афферентного волокна одиночными импульсами. На такой импульс нейрон отвечает пачкой импульсов. Трансформация ритма возбуждения может происходить:

1) за счет возникновения длительного ВПСП, на фоне которого генерируется подряд несколько спайков (подобное явление характерно, например, для тормозных клеток Реншоу);

2) за счет следовых колебаний мембранного потенциала, которые могут возникнуть в ответ на приходящий импульс. Если величина этих колебаний всякий раз достигает критического уровня деполяризации, то каждому такому колебанию будет соответствовать возникновение вторичного ПД.

7. Последействие заключается в том, что реакция нейрона (в виде генерации одиночных ПД или пачек ПД) на приходящий к нему импульс продолжается длительное время. В основе этого эффекта лежат два механизма. Первый связан с наличием длительного ВПСП, возникающего в ответ на приходящий к нейрону импульс (подобная ситуация характерна и для явления трансформации ритма возбуждения). Это явление называется фасилитацией (облегчением). Второй механизм связан с наличием в ЦНС своеобразных «ловушек возбуждения», по которым происходит длительная (в течение нескольких минут или нескольких часов) циркуляция потока

импульсов. Итальянский исследователь Лоренто де Но, обнаруживший это явление еще в 1938 г., назвал его реверберацией нервных импульсов, или циркумдукцией. Он полагал, что на небольшом участке нервных цепей создаются условия для непрерывного кольцевого движения импульсов от одного нейрона ко второму, от него к третьему, а затем вновь к первому нейрону. Внешним выражением непрерывной циркуляции и является длительное последействие. Явление реверберации играет важную роль в деятельности ЦНС. Механизм консолидации, т.е. перевод информации из кратковременной памяти в долговременную, происходит с участием механизма реверберации.

8. Высокая утомляемость нервных центров. Это свойство характерно для нейронных цепей, в том числе для рефлекторных дуг. С одной стороны, оно проявляется в том, что в нейронных цепях, как и в других системах, может развиваться утомление, которое проявляется в постепенном снижении рефлекторного ответа при продолжительном раздражении афферентных нейронов. С другой стороны, для объединений нейронов (центров, рефлекторных дуг) характерна высокая скорость развития утомления. Развитие утомления в рефлекторной дуге является результатом нарушения передачи возбуждения в межнейронных синапсах. Это нарушение связано с тем, что при длительном возбуждении уменьшаются запасы медиатора в окончаниях аксонов, падает чувствительность к медиатору постсинаптической мембраны, понижаются энергетические ресурсы нервной клетки.

Помимо высокой утомляемости для нервных центров характерна также высокая чувствительность к гипоксии, т.е. низкому содержанию кислорода и к ряду нейротропных веществ: нервным ядам, наркотикам, алкоголю, ганглиоблокаторам, антидепрессантам, психостимуляторам, транквилизаторам. Все эти факторы существенно нарушают деятельность отдельных нейронов, входящих в нервный центр, а также нарушают деятельность нейронного объединения в целом. В процессе эволюции были выработаны механизмы защиты, позволяющие создать стабильную среду для деятельности нейронов. Одним из них является гематоэнцефалический барьер, строго регулирующий транспорт различных веществ из крови в мозг.

9. Тонус нервных центров. Для многих нервных центров характерна фоновая активность, т.е. генерация нервных импульсов с определенной частотой на протяжении длительного времени. Такая активность обусловлена постоянным возбуждением афферентного нейрона благодаря непрерывному раздражению сенсорных рецепторов. Например, тонус двигательных центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от проприорецепторов – чувствительных нервных окончаний, заложенных в самих мышцах. Слабое возбуждение от центров по эфферентным волокнам передается мышцам, которые всегда находятся в состоянии некоторого сокращения. Перерезка афферентных или эфферентных волокон приводит к потере мышечного тонуса. Тоническая активность характерна для многих центров,

в том числе для центров, регулирующих деятельность сердца и сосудов. В целом, тонус нервных центров обеспечивает постоянную импульсацию к соответствующим периферическим системам, а также постоянное межцентральное взаимодействие.

10. Пластичность нервных центров. Согласно представлениям И.П. Павлова, П.К. Анохина и др., пластичность нервных центров – это их способность к перестройке функциональных свойств и функций под влиянием длительных внешних воздействий или при очаговых повреждениях мозга. Посттравматическая пластичность нейронных объединений выполняет компенсаторную (восстановительную) функцию, а пластичность, вызванная длительным афферентным раздражением, – приспособительную функцию. Например, для процесса обучения пластичность нейронных объединений является необходимым условием, т.е. его рабочим механизмом. В целом, благодаря свойству пластичности, нервный центр может существенно модифицировать течение рефлекторных реакций. И.П. Павлов считал кору больших полушарий высшим регулятором пластических перестроек в ЦНС. В настоящее время показано, что пластичностью обладают все нейроны ЦНС, но наиболее сложные формы пластичности характерны только для нейронов коры большого мозга. Пластичность нервных центров обеспечивает возможность обучения, в том числе возможность выработки условных рефлексов. Это означает, что пластичность нейронных объединений в конечном итоге обеспечивает адаптацию организма к различным внешним условиям.

5. Принципы координации деятельности ЦНС

Под *координацией* понимают согласование деятельности отдельных нейронов, отдельных нейронных объединений (нейронных цепей, рефлекторных дуг, нервных центров, нейронных ансамблей, нейронных сетей), направленное на получение полезного приспособительного результата.

Существует ряд положений, которые позволяют осознать, каким образом осуществляется координационная деятельность ЦНС.

1. Координационная деятельность ЦНС строится на основе учета физиологических свойств и процессов, характерных для отдельных нейронов и их компонентов, а также на основе учета свойств нейронных центров. Это:

- способность нейронов к возбуждению и торможению;
- способность передачи сигналов в ЦНС за счет электротонического распространения потенциалов действия и с помощью химических синапсов;
- одностороннее проведение возбуждения по нейронным цепям;
- замедление проведения возбуждения в нервных центрах;
- явление пространственной и временной суммации возбуждения и торможения;
- явление окклюзии;
- явление облегчения;

- явление трансформации ритма возбуждения;
- явление последействия и реверберации;
- явление посттетанической потенциации;
- наличие тонической активности у нервных центров и их способность к пластическим перестройкам (пластичность нервных центров);
- высокая утомляемость нервных центров и их высокая чувствительность к нейротропным факторам.

2. Координационная деятельность ЦНС осуществляется на основе таких принципов, как: принцип иррадиации (или дивергенции) возбуждения, принцип конвергенции возбуждения, принцип реципрокности (сопряжения) возбуждения и торможения, принцип доминанты, принцип субординации и принцип обратной связи (принцип обратной афферентации).

Принцип иррадиации, или дивергенции, возбуждения в ЦНС. Иррадиация возбуждения – это распространение процесса возбуждения из одного участка ЦНС в другой. Согласно этому принципу, открытому Ф. Гольцем и Ч. Шеррингтоном, каждый нейрон за счет многочисленных ветвлений (дивергенции), заканчивающихся синапсами, и большого числа вставочных нейронов связан со многими другими нейронами. Поэтому нервные импульсы от одного нейрона могут быть направлены к тысяче других нейронов. Основой для иррадиации является определенная морфологическая и функциональная структура различных отделов мозга, в связи с чем возбуждение распространяется по определенным путям и в определенной временной последовательности.

Процесс иррадиации возбуждения регулируется различными механизмами. Он может быть усилен, например, за счет активации ретикулярной формации ствола мозга. С другой стороны, процесс иррадиации ограничивается при участии многочисленных тормозных нейронов. Например, в спинном мозге ограничение иррадиации осуществляется благодаря механизму возвратного торможения с помощью специальных тормозных интернейронов – клеток Реншоу. Важную роль в регуляции распространения потоков импульсов по коре больших полушарий играет наличие в коре доминантного очага возбуждения, который обладает способностью «притягивать» к себе потоки импульсов из различных областей новой коры. Это имеет важное значение для формирования дуги условного рефлекса.

Иррадиация возбуждения играет важную роль, так как позволяет обмениваться многочисленными потоками информации различным структурам мозга. Именно за счет иррадиации происходит обмен информацией между первой и второй сигнальной системами, что существенно увеличивает возможности высшей нервной деятельности человека. Благодаря иррадиации возбуждения осуществляется интеграция деятельности правого и левого полушария – вот почему нарушение этих связей, например, при перерезке мозолистого тела приводит к выраженным нарушениям

интегративной деятельности мозга, что внешне проявляется в грубых нарушениях поведенческой деятельности человека.

Принцип конвергенции возбуждения. Конвергенция нервных импульсов означает схождение к одному нейрону двух или нескольких различных возбуждений одновременно. Это явление было открыто Ч. Шеррингтоном. Он показал, что одно и то же движение, например, рефлекторное сгибание конечности в коленном суставе, можно вызвать путем раздражения различных рефлексогенных зон. В связи с этим им было введено понятие «общего конечного пути», или «принципа воронки», согласно которому, потоки импульсов от различных нейронов могут сходиться на одном и том же нейроне (на альфа-мотонейронах спинного мозга).

Конвергенция возбуждения, так же, как и дивергенция возбуждения, – распространенное явление в ЦНС. Основной для конвергенции (как и для иррадиации) является определенная морфологическая и функциональная структура различных отделов мозга. Одни конвергентные пути являются врожденными, а другие (главным образом в коре большого мозга) – приобретенными в результате обучения в процессе онтогенеза. Формирование новых конвергентных отношений для нейронов коры большого мозга в процессе онтогенеза во многом связано с формированием в коре доминантных очагов возбуждения, которые способны «притягивать» к себе возбуждение от других нейронов.

Принцип реципрокности (сопряжения) возбуждения и торможения. Этот принцип был сформулирован Ч. Шеррингтоном при изучении взаимоотношений между процессами возбуждения и торможения в спинном мозге, благодаря которым осуществляется координация деятельности мышц-антагонистов. Согласно Ч. Шеррингтону, в ЦНС существует врожденный механизм, обеспечивающий согласованную деятельность мышц, выполняющих разную функцию в отношении одного и того же сустава.

Этот механизм на уровне спинного мозга реализуется с участием реципрокного торможения, благодаря которому возникают безусловные двигательные реципрокные рефлексы.

Открытие принципа реципрокности возбуждения и торможения позволило более глубоко понять реализацию принципа общего конечного пути, или «воронки Шеррингтона».

Принцип доминанты, или господствующего очага возбуждения. Принцип доминанты означает, что текущая деятельность мозга определяется наличием господствующего (доминантного) очага возбуждения (или господствующего нейронного объединения), который в данный момент времени подавляет и подчиняет себе деятельность остальных нейронных образований. Таким образом, благодаря формированию доминантного очага деятельность мозга организуется так, чтобы удовлетворить потребность организма, наличие которой и сформировало доминантный очаг возбуждения.

Принцип доминанты был сформулирован А.А. Ухтомским в 1923 году на основе экспериментальных исследований. Доминанта как один из основных принципов координационной деятельности ЦНС имеет важное значение в жизни человека. Именно благодаря доминанте возможно сосредоточение психической деятельности (внимание) и выполнение умственной или физической трудовой деятельности (трудовая доминанта). В период поиска пищи и ее поедания реализуется пищевая доминанта.

Принцип субординации, или соподчинения. Согласно этому принципу, деятельность нижележащих отделов мозга контролируется и управляется вышележащими отделами ЦНС. Таким образом, принцип постулирует наличие в ЦНС строгих иерархических взаимоотношений между «нижними» и «верхними» (в эволюционном аспекте) отделами мозга. Например, в двигательных системах мозга и вегетативной нервной системе имеются нервные центры, расположенные в спинном мозге или в стволе мозга, которые подчиняются деятельности нервных центров, находящихся в гипоталамусе, таламусе, мозжечке, базальных ядрах и коре больших полушарий. Чем выше на филогенетической лестнице находится организм, тем более отчетливо проявляется действие этого принципа организации работы мозга.

Принцип обратной связи (обратной афферентации) и копий эфферентаций. Согласно этому принципу, в основу которого положены идеи И.М. Сеченова, Ч. Шеррингтона, П.К. Анохина, Н.А. Бернштейна и других исследователей, для точной координации деятельности различных нейронных объединений (нервных центров, рефлекторных дуг) необходима оптимальная по объему информация о результатах действия. Она поступает в мозг по сенсорным каналам. Отсутствие такой информации приводит к дезинтеграции деятельности мозга. Наглядна роль обратной афферентации при реализации двигательной активности. Нарушение проприоцептивной чувствительности препятствует выполнению точных движений, а также нарушает возможность формирования и сохранения адекватной для данного движения позы. В теории функциональных систем П.К. Анохина принцип обратной афферентации реализуется в таком понятии, как акцептор результата действия. Именно в этом блоке функциональной системы на основании информации, поступающей от рецепторов работающих органов, происходит сличение модели будущего результата действия с реальными результатами, на основании чего принимаются дополнительные решения, направленные на приближение реального результата действия к запланированному.

Кодирование информации в нервной системе. Вся информация или значительная ее часть, передаваемая в ЦНС от одного отдела к другому, заключена в пространственном и временном распределении импульсных потоков, при этом используются различные нейронные коды. Выделяют три основные группы кодов.

1. *Неимпульсные сигналы,* для которых характерны внутри- и внеклеточные факторы. К внутриклеточным факторам относятся амплитудные

характеристики рецепторных и синаптических потенциалов, амплитудные и пространственные характеристики изменений синаптической проводимости, пространственное и временное распределение характеристик мембранного потенциала и градуальные потенциалы в аксонных терминалях. Внеклеточные факторы – это освобождение медиаторов и ионов калия, нейросекреция, электротонические взаимодействия.

2. *Импульсные сигналы в одиночных нейронах.* Для импульсных кодов главными кандидатами являются коды пространственные и временные – различные виды частотных или интервальных кодов. Выделяют также микроструктурное кодирование, латентный код, числовой код, код длинной пачки, наличие отдельного импульса, изменение скорости распространения возбуждения в аксоне и пространственную последовательность явлений в аксоне.

3. *Ансамблевая активность (кодирование по ансамблю).* Для кодирования по ансамблю характерно представление информации пространственным множеством элементов, различными пространственными отношениями между отдельными каналами и сложной формой многоклеточной активности.

В большинстве случаев в ЦНС используется пространственно-временное кодирование, когда информация о признаках сигнала передается канально и уточняется различными модификациями временных кодов.

ГЛАВА 2
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО И ГОЛОВНОГО МОЗГА

Лекция 5
СТРОЕНИЕ СПИННОГО МОЗГА

1. Морфологические особенности спинного мозга.
2. Морфофункциональная характеристика нейронов спинного мозга.
3. Проводящие пути спинного мозга.
4. Функции спинного мозга.

Центральная нервная система (центральная часть) состоит из филогенетически более старого – спинного мозга, расположенного в позвоночном канале, и более нового – головного мозга, лежащего в полости черепа.

1. Морфологические особенности спинного мозга

Спинной мозг обеспечивает связи головного мозга с периферией и осуществляет сегментарную рефлекторную деятельность. Располагается в позвоночном канале от верхнего края I шейного позвонка

до I–II поясничного позвонка. Внизу он переходит в мозговой конус, продолжающийся в концевую нить, которая проникает в крестцовый канал и срастается с твердой мозговой оболочкой.

Спинной мозг делят на пять частей – шейную (8 сегментов), грудную (12), поясничную (5), крестцовую (5) и копчиковую (1–3). Всего – 31–33 сегмента.

Длина спинного мозга у взрослого колеблется от 40 до 45 см, а масса равна в среднем 35 г. Его толщина увеличивается снизу вверх. В спинном мозге различают два утолщения: *шейное,* соответствующее выходу спинно-мозговых нервов, идущих к верхним конечностям; и *пояснично-крестцовое,* соответствующее выходу нервов, – для иннервации нижних конечностей.

На поперечном разрезе спинного мозга четко выделяются зоны серого и белого вещества. Серое вещество представляет собой скопления нейронов с их отростками, не имеющими миелиновой оболочки, отростки нервных клеток, которые располагаются в других участках спинного и головного мозга, а также нейроглию и кровеносные сосуды.

Серое вещество расположено в центре спинного мозга и по своей форме напоминает бабочку или букву Н. В нем различают две боковые части, расположенные в обеих половинах спинного мозга, и поперечную часть, соединяющую их в виде узкого мостика. Эта часть называется центральным промежуточным (серым) веществом, или центральной интермедиальной субстанцией. Промежуточное серое вещество продолжается в боковые части, занимая их середину (латеральное промежуточное серое вещество).

В срединных отделах центрального промежуточного вещества проходит центральный спинно-мозговой канал, который вверху переходит в полость 4 желудочка. Ткань, окружающая центральный канал спинного мозга и состоящая из нейроглии и небольшого числа нейронов с их волокнами, называется центральным студенистым веществом.

Каждая из боковых частей серого вещества образует три выступа – передний, задний и боковой. Выступы на протяжении всего спинного мозга образуют серые столбы. Каждый из них на поперечном разрезе спинного мозга получает название рога (соответственно передний, задний и боковой).

Задние рога выполняют сенсорные функции и содержат нейроны, передающие сигналы в вышележащие центры, а также в симметричные структуры противоположной стороны и к передним рогам спинного мозга.

Передние рога, за счет наличия в них мотонейронов и вставочных нейронов, выполняют двигательную функцию – все нисходящие пути ЦНС, вызывающие двигательные реакции, заканчиваются именно на нейронах передних рогов.

Боковые рога, за счет наличия в них нейронов симпатической (шейные, грудные и поясничные сегменты) и парасимпатической (крестцовый отдел) нервной системы, причастны к регуляции вегетативных функций организма.

2. Морфофункциональная характеристика нейронов спинного мозга

Нейроны в сером веществе образуют скопления, или ядра спинного мозга, имеющие постоянную топографию. В переднем столбе имеется 9 двигательных ядер (их нейроны посылают свои аксоны в составе передних корешков спинного мозга), в заднем столбе – 3 чувствительных ядра (в их состав входят интернейроны, т.е. элементы чувствительных и ассоциативных систем), а в боковом отделе – 4 ядра, два из которых содержат нейроны вегетативной нервной системы.

В нижних шейных и верхних грудных сегментах спинного мозга между боковым и задним столбами серое вещество в виде отростков проникает в белое вещество, образуя сетевидную структуру, т.е. ретикулярную формацию спинного мозга.

Спинной мозг содержит около 13 миллионов нейронов, из них на долю мотонейронов приходится всего 3%, а остальные 97% составляют вставочные нейроны.

Вставочные нейроны, или интернейроны, спинного мозга содержатся во всех рогах, т.е. во всех функциональных полях спинного мозга. Они обладают многочисленными сильно ветвящимися отростками различной длины; формируют многочисленные связи между нейронами в пределах одного сегмента по горизонтали, а также между нейронами двух-трех сегментов спинного мозга по вертикали. Они же формируют связи нейронов спинного мозга с головным мозгом. Вследствие такой связи между нейронами, при осуществлении единичного рефлекторного акта, в ответную реакцию могут вовлекаться различные структуры мозга. Некоторые вставочные нейроны спинного мозга являются тормозными (например, клетки Реншоу).

Нейроны вегетативной нервной системы, в том числе симпатического ее отдела, представляют собой эфферентные нейроны, аксоны которых достигают (первоначально – в составе передних корешков спинного мозга) соответственно экстрамуральных и интрамуральных ганглиев. В ганглиях происходит передача возбуждения на вторые эфферентные нейроны вегетативной системы, аксоны которых составляют постганглионарные вегетативные волокна. Именно по этим волокнам и передаются эффекторные воздействия на соответствующие структуры управляемого органа.

Мотонейроны спинного мозга в функциональном отношении делят на альфа-мотонейроны и гамма-мотонейроны.

Альфа-мотонейроны обладают большим количеством дендритов и одним типичным аксоном. Аксон альфа-мотонейрона иннервирует группу мышечных волокон. Вместе нейрон и иннервируемые им мышечные волокна называются двигательной единицей. Число мышечных волокон, входящих в двигательную единицу, различно и зависит от функции, которую выполняет мышца в целом. Гамма-мотонейроны расположены рядом с альфа-мотонейронами. Аксоны гамма-мотонейронов направляются к интрафузальным волокнам мышечных веретен.

С участием мотонейронов спинного мозга осуществляются все виды двигательной активности, в основе которых лежит реализация двигательных безусловных рефлексов (миотатических, сгибательных, шагательных, статических, статокинетических), а также многочисленных условных инструментальных рефлексов.

От каждого сегмента отходят две пары корешков – вентральные (или передние) и дорсальные (или задние), которые, соединяясь, образуют периферические спинно-мозговые нервы. Передние корешки образованы отростками двигательных и вегетативных нейронов, содержат центробежные или эфферентные волокна, проводящие двигательные и вегетативные импульсы на периферию тела. Задние корешки спинного мозга являются чувствительными, т.е. они содержат афферентные, или центростремительные, нервные волокна.

Передний и задний корешки одного уровня соединяются, образуя спинно-мозговой нерв, который вследствие этого является смешанным. Каждая пара спинно-мозговых нервов (правый и левый) соответствует определенному участку – сегменту спинного мозга. Поэтому в спинном мозге насчитывается столько сегментов, сколько пар спинно-мозговых нервов.

Афферентные входы в спинной мозг образованы аксонами нейронов спинно-мозговых ганглиев, лежащих вне спинного мозга, и аксонами клеток экстра- и интрамуральных ганглиев симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.

Первая группа афферентных входов спинного мозга образована чувствительными волокнами, по которым поступает информация от проприорецепторов мышц, сухожилий и связок (проприоцептивная чувствительность).

Вторая группа афферентных входов несет информацию от рецепторов кожи (тактильных, болевых и температурных), т.е. является входом кожной экстероцептивной чувствительности.

Третья группа афферентных входов несет информацию от внутренних органов (висцероцептивная чувствительность).

Спинно-мозговой узел, или ганглий, представляет собой веретенообразное утолщение, расположенное на заднем корешке. В спинномозговом узле находятся псевдоуниполярные нейроны. Каждый такой нейрон имеет один отросток, который делится Т-образно на два отростка – длинный и короткий. Длинный, или периферический, отросток направляется на периферию в составе спинно-мозгового нерва. Его окончания представляют собой специализированные рецепторы, например, болевые рецепторы, или они непосредственно контактируют с вторичными рецепторами, например, с рецепторами вибрации (тельца Пачини). Короткий центральный отросток, или аксон афферентного нейрона, следует в составе заднего корешка в спинной мозг.

Все аксоны афферентных нейронов, вступающие в составе задних корешков в спинной мозг, делятся на две группы – медиальную (это толстые, более миелинизированные волокна) и латеральную, образованную тонкими, менее миелинизированными волокнами.

3. Проводящие пути спинного мозга

Белое вещество спинного мозга – это миелиновые и безмиелиновые нервные волокна, а также опорная нервная ткань – нейроглия и кровеносные сосуды. Все нервные волокна белого вещества спинного мозга можно разделить на ассоциативные волокна и проекционные, среди которых различают нисходящие и восходящие волокна.

К ***нисходящим****,* или *эфферентым,* путям спинного мозга относятся следующие образования:

1) Передний кортикоспинальный путь (корково-спинномозговой путь, или пирамидный путь), который содержит неперекрещенные волокна пирамидного пути, т.е. аксоны гигантских пирамидных клеток двигательной зоны коры больших полушарий, которые контактируют с мотонейронами спинного мозга;

2) латеральный кортикоспинальный путь, который содержит перекрещенные волокна пирамидного пути, т.е. несет двигательные импульсы от пирамидных нейронов противоположной половины больших полушарий;

3) вестибулоспинальный, или преддверно-спинномозговой, путь, соединяющий вестибулярные ядра ствола мозга с мотонейронами и интернейронами спинного мозга (в вестибулоспинальном пути различают боковой путь, а также передний путь, в котором отдельно выделяется пучок краевой борозды);

4) руброспинальный, или красноядерно-спинномозговой, путь (путь Монакова), несущий эфферентную импульсацию от нейронов красного ядра и мозжечка;

5) ретикулоспинальный, или ретикулярно-спинномозговой, путь, несущий эфферентные импульсы от нейронов ретикулярной формации моста к нейронам спинного мозга;

6) бульборетикулоспинальный, или луковично – ретикулярно - спинномозговой, путь, несущий эфферентные импульсы от нейронов ретикулярной формации продолговатого мозга к нейронам спинного мозга;

7) тектоспинальный, или покрышечно-спинномозговой, путь, связывающий нейроны четверохолмия с мотонейронами спинного мозга;

8) оливоспинальный, или оливо-спинномозговой, путь, несущий эфферентную импульсацию от нейронов оливы к мотонейронам верхних шейных сегментов спинного мозга.

К ***восходящим****,* или *афферентным,* путям спинного мозга относят следующие образования:

1) передний спинно-таламический путь, который проводит импульсы тактильной чувствительности (осязания и давления) к таламусу, проходя по стволу мозга в составе спинно-мозговой петли;

2) латеральный спинно-таламический путь, который проводит импульсы до таламуса от болевых и температурных рецепторов, проходя по стволу мозга в составе спинно-мозговой петли;

3) передний спинно-мозжечковый (спиноцеребеллярный) путь, или путь Говерса, передающий проприоцептивную информацию о растяжении мышц и о положении конечности нейронам червя мозжечка, поступая к нему по верхним мозжечковым ножкам;

4) задний спинно-мозжечковый (спиноцеребеллярный) путь, или путь Флексига, являющийся прямым путем и передающий проприоцептивную информацию нейронам червя мозжечка, поступая к нему по нижним мозжечковым ножкам;

5) тонкий пучок (пучок Голля), проводящий проприоцептивную и тактильную импульсацию от нижних конечностей и нижних частей тела до ядра тонкого пучка в продолговатом мозге, после чего в составе медиальной петли информация поступает к таламусу;

6) клиновидный пучок, или пучок Бурдаха, проводящий проприоцептивную и тактильную импульсацию от верхних конечностей и верхних частей тела до ядра клиновидного пучка в продолговатом мозге, после чего в составе медиальной петли информация поступает к таламусу;

7) спинно-оливный (спинооливарный) путь, или путь Гельвега, который несет информацию от кожных, мышечных и сухожильных рецепторов к ядрам оливы;

8) спинно-тектальный, или спинно-покрышечный, путь, являющийся пучком спинно-таламического пути;

9) спинно-ретикулярный путь, заканчивающийся в ретикулярной формации продолговатого мозга, представляющий собой один из пучков спинно-таламического пути.

Большинство восходящих путей спинного мозга проводит сенсорную информацию от проприорецепторов (мышечных веретен, сухожильных и суставных рецепторов), тактильных рецепторов (рецепторов прикосновения, давления и вибрации), а также от температурных и болевых рецепторов. При этом тела первых (афферентных) нейронов лежат в спинно-мозговых узлах.

4. Функции спинного мозга

Спинной мозг осуществляет две основные функции – рефлекторную и проводниковую (во-первых, она заключается в передаче сенсорных сигналов от рецепторов кожи, мышц, сухожилий, суставов и внутренних органов к супраспинальным структурам и к коре больших полушарий, а во-вторых, она связана с передачей эфферентных сигналов головного мозга на мотонейроны и вегетативные нейроны спинного мозга).

Спинной мозг содержит компоненты двигательных, вегетативных и сенсорных систем мозга и тем самым он выполняет соответствующие функции (двигательные, вегетативные и сенсорные).

Рефлекторная функция – это осуществление безусловных двигательных и вегетативных рефлексов, а также выработанных на их основе

соответствующих условных рефлексов. Спинной мозг реализует такие двигательные рефлексы, как миотатические, или сухожильные, сгибательные, чесательные, рефлекс шагательных движений, познотонические, а также висцеромоторные рефлексы, возникающие при стимуляции афферентных нервов внутренних органов (в этом случае изменяется тоническая активность мышц грудной клетки и брюшной стенки, а также мышц-разгибателей спины).

Рефлексы вегетативной нервной системы имеют свои особенности. Они возникают при возбуждении висцерорецепторов, а также тактильных, температурных, болевых, температурных рецепторов и проприоцепторов (мышечные, сухожильные и суставные рецепторы). Возбуждение этих рецепторов вызывает поток сенсорной импульсации, который непосредственно возбуждает вегетативные нейроны спинного мозга, локализованные в боковых рогах спинного мозга. По аксонам этих нейронов через вторые нейроны, находящиеся в вегетативных ганглиях, возбуждение достигает органа и вызывает соответствующий эффект, например, учащение сердечного ритма при активации симпатических нейронов спинного мозга или расслабление гладких мышц сосудов половых органов при возбуждении парасимпатических нейронов сакрального отдела спинного мозга. В целом, с участием спинного мозга реализуются такие вегетативные рефлексы, как сосудодвигательные, сердечные, трахео-бронхиальные, потоотделительные, моторные и секреторные рефлексы пищеварительного тракта, рефлексы мочеиспускания, дефекации, половые рефлексы (эрекция, эякуляция, любрикация) и другие. На базе этих врожденных рефлексов в процессе индивидуального развития формируются условные вегетативные рефлексы.

Лекция 6–7
СТРОЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

1. Морфологические особенности головного мозга.
2. Продолговатый мозг.
3. Варолиев мост.
4. Средний мозг.
5. Ретикулярная формация ствола мозга.
6. Промежуточный мозг.

1. Морфологические особенности головного мозга

Головной мозг является высшим органом нервной системы. Масса головного мозга взрослого человека составляет в среднем 1300–1500 г.

Головной мозг подразделяется на ствол головного мозга, мозжечок и большой мозг. Ствол мозга – это продолговатый мозг, мост, средний мозг и промежуточный мозг (таламус, метаталамус, эпиталамус и гипоталамус).

Мост и мозжечок составляют задний мозг. Задний мозг вместе с продолговатым мозгом представляют ромбовидный мозг.

Большой мозг состоит из двух полушарий (правого и левого). Каждое полушарие большого мозга состоит из трех филогенетически и функционально различных систем: 1) обонятельного мозга; 2) базальных ядер, или подкорки; 3) коры большого мозга, или плаща.

Иногда используются такие понятия, как передний мозг и конечный мозг. Передний мозг развивается из конечного отдела нервной трубки и включает в себя промежуточный и конечный мозг. Конечный мозг развивается из переднего мозгового пузыря и состоит из коры большого мозга, мозолистого тела, полосатого тела и обонятельного мозга.

Ствол мозга – это часть головного мозга, включающая в себя продолговатый мозг, варолиев мост, средний и промежуточный мозг. Здесь находятся ядра черепно-мозговых нервов, структуры ретикулярной формации, ядерные образования, имеющие отношение к осуществлению широкого круга рефлекторных реакций соматического и вегетативного обеспечения высших функций центральной нервной системы. Через ствол мозга проходят восходящие и нисходящие пути, связывающие его со спинным и головным мозгом. Таким образом, ствол мозга теряет свойство метамерности, характеризующее спинной мозг, и представляет собой систему специализированных ядерных образований.

2. Продолговатый мозг

Продолговатый мозг у человека имеет длину около 28 мм и является продолжением спинного мозга. Структурно по разнообразию и строению ядер продолговатый мозг сложнее, чем спинной. В отличие от спинного мозга серое вещество в нем представлено скоплениями нейронов – ядрами, отделяющимися друг от друга прослойками белого вещества и структурами ретикулярной формации.

В продолговатом мозге расположены ядра V и VII–XII пар черепно-мозговых нервов, разделенные проводящими путями, проходящими через продолговатый мозг как в восходящем, так и в нисходящем направлении. Эти ядра залегают на дне четвертого желудочка, в ромбовидной ямке и частично в мосте.

Тройничный нерв (V пара) имеет двигательное ядро (иннервация жевательной мускулатуры; залегает в заднем отделе моста) и чувствительные ядра (в том числе мостовое ядро тройничного нерва, залегающее в заднем отделе моста, а также ядро продолговатого мозга; служит для восприятия тактильной чувствительности от кожи лица). Лицевой нерв (VII пара) имеет двигательное ядро (расположено в нижней части моста; иннервация лицевой мускулатуры), секреторное, или вегетативное, ядро (верхнее слюноотделительное ядро, часть которого составляет слезное ядро) и чувствительное (ядро одиночного пути). Преддверно-улитковый нерв (VIII пара) имеет

две группы чувствительных ядер – вестибулярные ядра и улитковые, или акустические, ядра. К вестибулярным ядрам относят верхнее ядро (Бехтерева), медиальное ядро (Швальбе), латеральное ядро (Дейтерса) и нижнее ядро (Роллера). Три первых ядра находятся в структуре моста, а нижнее ядро – в составе продолговатого мозга. Улитковые, или кохлеарные, ядра состоят из переднего и заднего улитковых ядер, которые залегают на границе моста и продолговатого мозга. Языкоглоточный нерв (IX пара) имеет три ядра – двигательное (двойное ядро, единое с блуждающим нервом), чувствительное (ядро одиночного пути) и секреторное, или вегетативное (нижнее слюноотделительное ядро). Блуждающий нерв (X пара) имеет три ядра – двигательное (двойное ядро, единое с языкоглоточным нервом), чувствительное ядро (ядро одиночного пути) и вегетативное (заднее ядро блуждающего нерва). Другие черепно-мозговые нервы продолговатого мозга имеют только двигательные ядра. Это добавочный нерв (XI пара) и подъязычный нерв (XII).

Характерной структурой продолговатого мозга является ретикулярная формация – скопление нейронов со специфическими свойствами, основная масса которых занимает центральную часть продолговатого мозга.

В нижней части продолговатого мозга с дорсальной его стороны находятся ядра нежного, или тонкого, канатика (пучок Голля) и клиновидного канатика (пучок Бурдаха). Латеральнее этих ядер находится олива, которая содержит комплекс ядер, в том числе нижнее оливное, медиальное добавочное оливное, заднее добавочное оливное ядро. С вентральной, или передней, стороны продолговатого мозга имеется пирамида (волокна кортикоспинального, или пирамидного, пути) и перекрест пирамид, т.е. перекрест пирамидного пути.

Продолговатый мозг, так же, как и спинной, выполняет две основные функции: *проводниковую* (проведение сенсорной и эфферентной импульсации) и *рефлекторную* (соматические и вегетативные рефлексы). В продолговатом мозге находятся три системы – двигательная, сенсорная и вегетативная.

Проводниковая функция. Через продолговатый мозг проходят все восходящие, или афферентные, пути (спинно-таламический, спинно-мозжечковый) и нисходящие, или эфферентные, пути (кортико-спинальный, руброспинальный, тектоспинальный) спинного мозга.

В нем берут начало вестибулоспинальный, оливоспинальный, оливомозжечковый и ретикулоспинальный тракты, обеспечивающие тонус и координацию мышечных сокращений. В продолговатом мозге заканчиваются пути из коры больших полушарий головного мозга – корково-бульбарные пути. Здесь заканчиваются восходящие пути проприоцептивной чувствительности из спинного мозга (тонкий, или нежный, и клиновидный) и начинается медиальная петля, несущая эту информацию к ядрам таламуса.

Мост, средний мозг, мозжечок, таламус, гипоталамус и кора больших полушарий головного мозга имеют двусторонние связи с продолговатым

мозгом. Наличие этих связей свидетельствует об участии продолговатого мозга в регуляции тонуса скелетной мускулатуры, вегетативных и высших интегративных функций, в анализе сенсорных раздражений.

Сенсорные функции продолговатого мозга. Продолговатый мозг причастен к первичной обработке сенсорных потоков, идущих от рецепторов кожи лица (чувствительное ядро тройничного нерва); вкусовых рецепторов (чувствительное ядро языкоглоточного нерва); слуховых и вестибулярных рецепторов (соответственно улитковые и вестибулярные ядра преддверно-улиткового нерва). В задневерхних отделах продолговатого мозга проходят пути кожной, проприоцептивной, висцеральной чувствительности, часть из которых переключается здесь на второй нейрон (тонкое, или нежное, ядро и клиновидное ядро). На уровне продолговатого мозга осуществляется первичный анализ силы и качества раздражения, далее обработанная информация передается в подкорковые структуры для определения биологической значимости данной афферентации.

Вегетативные функции продолговатого мозга. Большая часть вегетативных рефлексов продолговатого мозга реализуется через расположенные в нем вегетативные ядра блуждающего нерва. Эти ядра получают информацию о состоянии деятельности сердца, сосудов, пищеварительного тракта, легких, пищеварительных желез и др. В ответ на эту информацию ядра регулируют двигательную и секреторную реакции названных органов по механизму вегетативных рефлексов. Так, возбуждение нейронов его вегетативного ядра повышает сокращения гладких мышц желудка, кишечника, желчного пузыря и одновременно расслабляет сфинктеры этих органов. При этом замедляется и ослабляется работа сердца, уменьшается просвет бронхов. Кроме того, возбуждение ядер блуждающего нерва усиливает секреторную функцию желудка, кишечника поджелудочной железы, секреторных клеток печени, а также усиливает секрецию бронхиальных желез.

В продолговатом мозге имеется центр слюноотделения, который представлен верхним слюноотделительным ядром лицевого нерва и нижним слюноотделительным ядром языкоглоточного нерва. При активации нейронов этих ядер секреция слюны возрастает.

В ретикулярной формации продолговатого мозга расположены дыхательный центр, а также сердечный и сосудодвигательный центры (они представлены ядром блуждающего нерва). Особенность этих центров состоит в том, что их нейроны способны возбуждаться рефлекторно и под действием химических раздражителей.

Дыхательный центр локализуется в медиальной части ретикулярной формации каждой симметричной половины продолговатого мозга и содержит инспираторные и экспираторные нейроны, благодаря которым совершаются вдох и выдох.

Сосудодвигательный центр регулирует тонус сосудов (при активации этого центра тонус сосудов снижается, при угнетении его деятельности –

возрастает). Сердечный, или кардиоингибирующий, центр регулирует деятельность сердца – при возбуждении этого центра сила и частота сердечных сокращений, а также проводимость и возбудимость сердечной мышцы снижаются. Оба центра представлены нейронами вегетативного ядра блуждающего нерва (заднее ядро). Они функционируют совместно с гипоталамусом и другими высшими вегетативными центрами.

На дне IV желудочка расположен небольшой синеватого цвета участок – голубое пятно. Его цвет зависит от залегающих здесь пигментированных клеток. Это пятно является скоплением норадренергических нейронов, аксоны которых достигают коры больших полушарий.

Продолговатый мозг содержит и серотонинергические нейроны, которые расположены в ядрах шва продолговатого мозга. Вместе с норадренергическими нейронами голубого пятна и дофаминергическими нейронами черной субстанции серотонинергические нейроны образуют так называемую моноаминергическую систему, которая участвует в регуляции цикла «сон–бодрствование», эмоционального состояния, а также модулирует высшие психические процессы – память, внимание, мышление.

Участие продолговатого мозга в регуляции двигательной активности. Продолговатый мозг совместно с мостом и средним мозгом участвует в управлении движениями. В основном, это связано с активностью двигательных ядер черепно-мозговых нервов, обеспечивающих такие функции, как захват, переработка и проглатывание пищи, сосание, жевание, артикуляция, фонация, реализация защитных рефлексов (рвоты, чихания, кашля, слезоотделения, смыкания век), а также с деятельностью вестибулярных ядер и ядер ретикулярной формации мозга, с участием которых происходит регуляция позы.

3. Варолиев мост

Мост вместе с мозжечком составляет задний мозг, а вместе с продолговатым мозгом, средним мозгом и промежуточным мозгом он образует ствол. Толщу моста делят на переднюю (вентральную, или базилярную) часть и заднюю (дорсальную) часть, которая называется покрышкой моста. В передней части в основном находятся нервные волокна, т.е. проводящие пути, а в задней части – скопления нейронов.

Основными морфологическими структурами моста являются ядра лицевого, тройничного и отводящего нервов, ядра ретикулярной формации, голубое пятно. Восходящие пути, проходящие в области моста, – передний и латеральный спинно-таламические пути, спинно-ретикулярный путь, спинно-покрышечный путь, передний спинно-мозжечковый путь, мостомозжечковый путь, латеральная петля, медиальная петля. Нисходящие пути – пирамидные пути, кортико-ретикулярный путь, кортико-мостовой путь, тектоспинальный путь, ретикулоспинальный путь, медиальный и задний продольные пучки, поперечные пути.

В толще передней части моста находятся небольшие скопления серого вещества – ядра моста (понятийные ядра). На нейронах этих ядер заканчиваются аксоны пирамидных клеток коры больших полушарий (волокна кортико-мостового пути). Аксоны нейронов ядер моста образуют мостомозжечковые волокна, которые идут в составе средней мозжечковой ножки к мозжечку.

Важной структурой моста является трапециевидное тело, расположенное между передней и задней частями моста. Оно представляет собой пучок поперечно идущих волокон, которые начинаются от нейронов переднего улиткового (кохлеарного) ядра и достигают переднего и заднего ядер трапециевидного тела. Аксоны нейронов этих ядер составляют пучок латеральной петли, который несет информацию в подкорковые слуховые центры (нижние бугры четверохолмия среднего мозга и медиальные коленчатые тела промежуточного мозга). В боковом отделе ретикулярной формации моста на уровне его нижней границы расположено верхнее оливное ядро, которое вместе с передним и задним ядрами трапециевидного тела обеспечивает первичный анализ информации от органа слуха и затем передает информацию в подкорковые центры слуха.

Функции моста. Мост, являясь связующим звеном между бульбарным и мезенцефальным отделами головного мозга, участвует в управлении движениями, в осуществлении вегетативных функций, а также в реализации сенсорных функций мозга.

В состав моста входят двигательное и одно из сенсорных ядер (мостовое ядро) тройничного нерва (V пара), двигательное ядро отводящего нерва (VI пара), двигательное ядро лицевого нерва (VII), а также три вестибулярных ядра (верхнее, медиальное и латеральное) преддверно-улиткового нерва (VIII). На границе с продолговатым мозгом находятся кохлеарные ядра этого нерва.

Двигательная часть ядра тройничного нерва иннервирует жевательные мышцы, а также мышцу, натягивающую барабанную перепонку, и мышцу, натягивающую небную занавеску. Чувствительное ядро тройничного нерва получает сигналы от рецепторов кожи лица, передних отделов волосистой части головы, слизистой оболочки носа и рта, зубов и конъюнктивы глазного яблока и по тройнично-таламическому пути (тройничная петля) несет информацию к таламусу. Отводящий нерв иннервирует прямую латеральную мышцу, отводящую глазное яблоко кнаружи. Двигательное ядро лицевого нерва предназначено для регуляции деятельности мимических мышц лица.

Ретикулярная формация моста является продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга и началом этой же системы среднего мозга.

Она участвует:

- в регуляции двигательной (позной) активности, оказывая влияние на альфа-мотонейроны спинного мозга (по ретикулоспинальному пути),

- за счет коррекции активности мозжечка (с участием мостомозжечкового пути) принимает участие в регуляции дыхательной и сердечно-сосудистой систем,
- способствует выполнению сенсорных функций мозга, в том числе за счет активирующего влияния на нейроны коры больших полушарий.
- ретикулярная формация моста осуществляет интеграцию висцеральных функций с сокращениями произвольной мускулатуры.

Проводниковая функция моста обеспечивается продольно и поперечно расположенными волокнами. Продольные волокна – это все восходящие и нисходящие пути центральной нервной системы, связывающие отделы спинного и головного мозга и проходящие через варолиев мост, а также пути, идущие от моста к спинному мозгу и к мозжечку.

Сенсорная функция моста заключается в том, что его нейроны причастны к первичной обработке информации, идущей от рецепторов улитки. То есть в области моста находятся первичные слуховые центры (переднее и заднее ядра улиткового нерва, верхнее оливное ядро, переднее и заднее ядра трапециевидного тела). Кроме того, здесь находятся первичные соматосенсорные центры (чувствительное ядро тройничного нерва).

Вегетативные функции моста. В варолиевом мосте локализованы два респираторных центра, контролирующие дыхательные функции продолговатого мозга: один из них тормозит дыхательную активность (пневмотаксический), а второй осуществляет тонические влияния на дыхательный центр продолговатого мозга. Кроме того, варолиев мост принимает участие в регуляции тонуса сосудов. Это осуществляется диффузной сетью нейронов, локализованных в различных ретикулярных ядрах моста и связанных с ретикулярными нейронами продолговатого мозга. Мостовые вазомоторные нейроны представлены нейронами, учащающими импульсацию при повышении давления и урежающими ритм при снижении его, и нейронами с реципрокными свойствами.

Участие структур моста в регуляции двигательной активности. За счет мостовой части ретикулярной формации, влияющей на состояние альфа-мотонейронов спинного мозга (по ретикулоспинальному пути) и на нейроны мозжечка (по мостомозжечковому пути) осуществляются статические и статокинетические рефлексы, направленные на поддержание равновесия и позы, а также производится коррекция выполнения произвольных движений. Кроме того, за счет двигательных ядер черепно-мозговых нервов моста осуществляется регуляция поперечно-полосатой мускулатуры головы, тем самым обеспечиваются жевание, мимика, артикуляция, движение глазных яблок.

4. Средний мозг

Средний мозг, или мезенцефалон, – это одна из структур ствола мозга. В нем различают крышу, расположенную на задней, или дорсальной, поверхности, и ножки мозга, залегающие на его передней, или вентральной, поверхности.

У крыши среднего мозга различают пластинку крыши (бугры четверохолмия), состоящую из четырех холмиков. Два верхних холмика содержат подкорковые центры зрительного анализатора, два нижних являются подкорковыми центрами слухового анализатора. В углублении между верхними холмиками лежит шишковидное тело, которое относится к промежуточному мозгу и является железой внутренней секреции.

В среднем мозге на уровне передних бугров четверохолмия находятся ядра глазодвигательного и блокового черепных нервов (III и IV пары).

Нижний отдел среднего мозга состоит из парных образований – ножек мозга. В них различают основание ножки мозга и покрышку, между которыми располагается черная субстанция. Ее цвет зависит от присутствия пигмента меланина в нервных клетках. Рядом с черным веществом располагаются красные ядра. Черная субстанция и красные ядра являются частью экстрапирамидной системы (ее паллидарного отдела). В ножках также располагаются двигательные пирамидные пути, идущие от коры большого мозга в спинной мозг, продолговатый и мост.

Полостью среднего мозга является водопровод мозга – узкий канал длиной около 1,5 см, соединяющий III и IV желудочки мозга.

В составе среднего мозга имеются проводящие (восходящие и нисходящие) пути, а также ряд ядерных образований, т.е. скоплений нейронов. Среди них двигательное ядро и два парасимпатических ядра глазо-двигательного нерва (III пара), двигательное ядро блокового (IV пара) нерва, черная субстанция, красное ядро, скопления нейронов ретикулярной формации, предкрышечные ядра, промежуточное, или интерстициальное, ядро, центральное серое вещество, а также ядра верхних и нижних бугров четверохолмия. Эти структуры обеспечивают выполнение проводниковой, сенсорной, вегетативной и двигательной функций среднего мозга. Они также реализуют важные биологические реакции – ориентировочный и сторожевой рефлексы.

Проводниковая функция. Через средний мозг проходят все восходящие пути к вышележащим отделам мозга: таламусу (медиальная петля, спинно-таламический путь), большому мозгу и мозжечку.

Вегетативные функции. В среднем мозге имеется вегетативное (парасимпатическое) ядро глазо-двигательного нерва (III пары), которое называется добавочное ядро глазо-двигательного нерва. Оно состоит из двух небольших ядер. Одно из них иннервирует сфинктер зрачка и при своем возбуждении уменьшает диаметр зрачка. Второе ядро, которое составляет основную массу добавочного ядра (примерно 96%), возбуждает цилиарную

мышцу глаза и тем самым повышает преломляющую способность хрусталика, т.е. обеспечивает процесс аккомодации.

Двигательные функции реализуются за счет нейронов двигательных ядер глазо-двигательного и блокового нервов (они регулируют движение глазного яблока вверх, вниз, наружу, к носу и вниз к углу носа), нейронов четверохолмия, о чем говорилось выше, а также с участием нейронов красного ядра и черной субстанции.

5. Ретикулярная формация ствола мозга

В продолговатом мозге, согласно анатомической литературе, выделяют такие ядра, как заднее, или дорсальное, парамедиальное ядро, вставочное ядро, ядро околоодиночного пути, комиссуральное ядро, ядра шва продолговатого мозга. В варолиевом мосте выделяют такие ядра, как ядра шва моста и нижнее ретикулярное ядро (как продолжение гигантоклеточного ядра продолговатого мозга), верхнее ретикулярное ядро (как продолжение верхнего ядра продолговатого мозга) и ретикулярное ядро покрышки моста. В среднем мозге – это скопления нейронов ретикулярной формации вокруг водопровода, среди которых выделяют ядра покрышки.

Часть этих ядер предназначена для регуляции двигательной активности, другая часть – для регуляции вегетативных функций, в том числе реализуемых дыхательной, сердечно-сосудистой, пищеварительной и другими системами. Определенные структуры ретикулярной формации ствола мозга являются компонентами сенсорных систем, обеспечивающих неспецифический сенсорный поток, благодаря которому происходит активация коры больших полушарий. В связи с этим говорят о нисходящем и восходящем влиянии ретикулярной формации. Нисходящее влияние ретикулярной формации проявляется в регуляции деятельности мотонейронов спинного мозга и ствола мозга, а тем самым – в управлении движением. Восходящее влияние – это участие ретикулярной формации в процессах обработки сенсорной информации и в деятельности активирующих систем мозга.

Под *ретикулярной формацией* понимают клеточную массу, лежащую в толще мозгового ствола от нижних отделов продолговатого до промежуточного мозга. Эта клеточная масса слабо структурирована, не имеет четких границ, внутри нее вкраплены чувствительные и двигательные ядра продолговатого, среднего и промежуточного мозга.

Все ядерные образования можно разделить на три категории, в зависимости от того, в какой степени они отличаются от нейронов ретикулярной формации. Так, оказалось, что наиболее отчетливо выделяются ядра III, IV, VI, XII нервов, слабее – ядра V, VII и вентральное ядро X нервов. Практически от нейронов ретикулярной формации не отличаются по строению нейроны дорсального (вегетативного) ядра блуждающего нерва.

Нейроны ретикулярной формации характеризуются немногочисленными длинными, прямыми и маловетвящимися дендритами, шипики

которых слабо дифференцированы, без утолщений на концах. В медиальной части ретикулярной формации расположены крупные и гигантские клетки. В продолговатом мозге они сконцентрированы в гигантоклеточном ядре. Именно от этих клеток и отходят аксоны, формируя эфферентные пути, ретикулоспинальный тракт, пути к таламусу, мозжечку, базальным ганглиям, коре больших полушарий.

6. Промежуточный мозг

Промежуточный мозг (diencephalon – диенцефалон) – это сложно организованная структура мозга, принимающая участие в реализации различных функций мозга, в том числе как компонент сенсорных, двигательных и вегетативных систем мозга, обеспечивающий целостную деятельность организма.

Промежуточный мозг – это самая крупная часть ствола мозга. Он развивается из второго мозгового пузыря. Из нижней стенки этого мозгового пузыря образуется филогенетически более старая область – гипоталамус, или подбугорье. Боковые стенки пузыря значительно увеличиваются в объеме и превращаются в таламус, или зрительный бугор, и метаталамус. Из верхней стенки пузыря образуются эпиталамус и крыша III желудочка. Таким образом, в состав промежуточного мозга входят структуры мозга, которые располагаются вокруг третьего желудочка. Боковые стенки этого желудочка образованы таламусом, нижняя и боковая стенки – гипоталамусом (подбугорьем), верхняя стенка – сводом и эпиталамусом, который содержит железу внутренней секреции (эпифиз). Латеральной границей промежуточного мозга является внутренняя капсула, которая отделяет промежуточный мозг от подкорковых ядер.

Таламус, или таламический мозг, или зрительный бугор –представляет собой крупное, неправильной яйцевидной формы скопление серого вещества. Передний его конец заострен в виде переднего бугорка, а задний расширен в виде подушки. В таламусе выделяют нижний (или вентральный) таламус и более утолщенную часть – верхний (или дорсальный) таламус.

Серое вещество таламуса разделено прослойками белового вещества на большое количество ядер – центров восходящих афферентных путей. С функциональной точки зрения, часть ядер таламуса выполняет сенсорную функцию, другие ядра являются компонентами двигательной системы, а остальные – компонентами вегетативной и лимбической системы. В свою очередь среди сенсорных ядер таламуса выделяют три группы ядер:

- специфические релейные (или переключательные ядра, или проекционные) – доставляют сенсорную информацию в соответствующие проекционные области коры;
- специфические ассоциативные ядра – обрабатывают сенсорную информацию и доставляют ее в ассоциативные области коры большого мозга;

- неспецифические ядра, активирующие проекционные и ассоциативные области коры за счет поступающих сенсорных сигналов.

С морфологической точки зрения, большинство ядер таламуса имеют свое анатомическое название. Для удобства понимания и с функциональной точки зрения ядра таламуса объединяют в группы. Выделяют 9 групп ядер таламуса, в том числе передние, срединные, медиальные, нижнелатеральные (вентролатеральные), внутрипластинчатые (интраламинарные), или ретикулярные, задние ядра, субталамическое ядро, ретикулярные ядра и ядра неопределенной зоны (или зоны Фореля).

1. Передние ядра таламуса располагаются в переднем бугорке таламуса. Эти ядра включены в состав лимбической системы и участвуют в формировании мотиваций, эмоций, а также в регуляции деятельности вегетативной нервной системы.

2. Срединные, или центральные, ядра, или ядра средней линии. Они залегают у медиальной поверхности таламуса под эпендимой, которая покрывает эту поверхность. В их составе 4 ядра, которые причастны к регуляции деятельности внутренних органов за счет изменения состояния вегетативной нервной системы и продукции нейрогормонов. Также они выполняют функцию неспецифических активаторов нейронов коры, т.е. относятся к неспецифическим ядрам таламуса.

3. Медиальные ядра. Основным ядром этой группы является дорсальное (верхнее) медиальное ядро (или медиодорсальное ядро). Оно расположено вблизи от внутренней мозговой пластинки и связано с другими ядрами таламуса и корой лобной доли. Оно выполняет ассоциативную функцию как компонент сенсорной системы таламуса.

4. Вентролатеральные (нижнелатеральные) ядра, или латеральная группа ядер. Это скопление 7 наиболее крупных ядер таламуса. Они располагаются латерально по отношению к передним и медиальным ядрам и лежат латерально от внутренней мозговой полоски. Большинство ядер выполняют в сенсорных системах релейную и ассоциативную функции. Исключением является переднее вентральное (нижнее) ядро, которое соединяется с внутрипластинчатыми ядрами, бледным шаром и зубчатым ядром мозжечка, имеет двухсторонние связи с корой предцентральной извилины. Это ядро поражается при болезни Паркинсона. Относится к двигательным системам мозга, а также к неспецифическим сенсорным ядрам.

5. Внутрипластинчатые, или интраламинарные, ядра, или ретикулярные ядра. Они представляют собой мелкие образования (пять ядер), залегающие в мозговых пластинках таламуса. Выполняют функцию неспецифических сенсорных ядер и имеют отношение к формированию интегративных поведенческих реакций.

6. Задние ядра таламуса. Они залегают в подушке таламуса, т.е. в самой задней его части и представляют собой три ядерных комплекса. Среди них имеются скопления слуховых и зрительных нейронов,

воспринимающих информацию соответственно от слуховых и зрительных рецепторов, которая затем передается в соответствующие зоны коры по слуховой и зрительной лучистостям. Ядра подушки относят к группе специфических релейных и ассоциативных сенсорных ядер.

7. Субталамическое ядро (люисово тело). Оно расположено в нижнем отделе вентрального (нижнего) таламуса. Ядро относят к числу центров экстрапирамидной системы, т.е. к двигательным системам мозга.

8. Ретикулярные ядра таламуса. Они залегают в области вентрального (нижнего) таламуса и представляют собой тонкий слой серого вещества. К этим ядрам подходят волокна от различных отделов коры полушарий большого мозга, от бледного шара и ретикулярной формации ствола мозга. Волокна от этого ядра идут к соседним ядрам таламуса и к ретикулярной формации среднего мозга. Они относятся к двигательным системам мозга, а также к неспецифическим сенсорным ядрам таламуса.

9. Неопределенная зона. Она расположена в вентральном (нижнем) таламусе и является продолжением ретикулярных ядер таламуса. Эту зону называют полем Фореля. Она связана с бледным шаром. Эти ядра относятся к неспецифическим ядрам таламуса и к двигательным системам мозга.

В целом, таламус содержит до 120 ядер, которые соединены между собой внутриталамическими волокнами.

Метаталамус представлен коленчатыми телами – медиальными и латеральными. Это продолговато-овальные бугорки, расположенные латеральнее и книзу от подушки таламуса. В каждом из них имеются ядра соответственно медиального и латерального коленчатого тела. Эти ядра имеют задние части, расположенные в области метаталамуса, и передние части, расположенные в нижнем таламусе. Их нейроны входят в состав слухового (медиальные коленчатые тела) и зрительного (латеральные коленчатые тела) пути. Ядра метаталамуса относятся к сенсорным специфическим релейным, или переключательным, ядрам, а также к сенсорным ассоциативным ядрам.

Эпиталамус включает шишковидное тело, или шишковидную железу, поводки (соединяясь между собой, они образуют спайки поводков) и эпиталамическую спайку, или заднюю спайку мозга. Каждый поводок содержит медиальное и латеральное ядра поводка. В этих ядрах заканчиваются большинство волокон мозговой полоски таламуса (остальная часть этих волокон проходит через спайку поводка либо к ядрам поводка противоположной стороны, либо к верхнему холмику крыши среднего мозга). Эпиталамус контролирует деятельность органа обоняния, принимает участие в тормозном контроле над формированием половой системы организма, регулирует деятельность организма в соответствии с уровнем освещенности окружающей среды.

Гипоталамус (подбугорье) – передненижняя часть промежуточного мозга, его филогенетически более старый отдел и в функциональном

отношении компонент лимбической системы. Он находится под таламусом, под гипоталамической бороздой, т.е. вентральнее таламуса, на дне и по бокам III желудочка. Гипоталамус представляет собой сложно организованную структуру, тесно связанную со многими отделами центральной нервной системы и гипофизом.

Соответственно эмбриональному развитию гипоталамус делится на 2 отдела – передний и задний. Передний отдел объединяет серый бугор, воронку, которая является частью серого бугра, гипофиз, зрительный перекрест и зрительный тракт. Задний отдел включает в себя сосцевидные тела и заднюю гипоталамическою область.

Серый бугор представляет собой непарный полый выступ нижней стенки III желудочка. Этот выступ состоит из тонкой пластинки серого вещества. Верхушка данного бугра вытянута в узкую полую воронку, на слепом конце которой находится гипофиз. Зрительный перекрест лежит впереди серого бугра и образован перекрестом зрительных нервов. Сосцевидные тела – два небольших возвышения белого цвета неправильной шаровидной формы. Они лежат симметрично по бокам от средней линии, спереди от задней перфорированной субстанции. Под поверхностным слоем белого вещества внутри каждого из тел находится по два серых ядра. Верхнюю границу гипоталамуса формируют конечная пластинка и перекрест зрительного нерва. Сбоку гипоталамус ограничен зрительным трактом и внутренней капсулой, а сзади примыкает к среднему мозгу.

Гипоталамус представляет собой скопление большого числа мелких и крупных ядер, каждое из которых, вероятно, выполняет определенную функцию. Число ядер гипоталамуса варьирует от 15 до 48, но чаще всего говорят от 32 парах ядер. Выделяют в гипоталамусе 4 области:

1. *Верхнюю гипоталамическую область* (дорсальная область гипоталамуса). В этой области локализованы два ядра.

2. *Переднюю гипоталамическую область* (находятся 5 пар ядер).

3. *Промежуточную гипоталамическую область* (содержит не менее 6 пар ядер).

4. *Заднюю гипоталамическую область* (содержит не менее 3 пар ядер).

Н.А. Агаджанян и соавт. (1998) придерживаются классификации, согласно которой выделяется 18 пар ядер, сгруппированных в 4 группы:

1. *Преоптическая группа* – перивентрикулярное, медиальное преоптическое и латеральное преоптическое (всего 3 ядра).

2. *Передняя группа* – супраоптическое, супрахиазматическое, паравентрикулярное и переднее гипоталамическое (всего 4 ядра).

3. *Средняя, или туберальная, группа, или группа ядер срединного бугра* – вентромедиальное, дорсомедиальное, инфундибулярное и латеральное гипоталамическое (всего 4 ядра).

4. Задняя группа – супрамамиллярное, премамиллярное, медиальное мамиллярное, латеральное мамиллярное, субталамическое, заднее гипоталамическое и перифорниатное (всего 7 ядер).

Ядра гипоталамуса имеют мощное кровоснабжение, причем часть из них обладает изолированным дублирующим кровоснабжением из сосудов виллизиева круга. Подсчитано, что на 1 мм^2 площади гипоталамуса приходится до 2600 капилляров, в то время как на той же площади V слоя предцентральной извилины их 440, в гиппокампе – 350, в бледном шаре – 550, в затылочной доле коры большого мозга (т.е. в зрительной коре) – 900.

Капилляры гипоталамуса, в отличие от капилляров других отделов мозга, обладают высокой проницаемостью в отношении многих веществ, включая крупномолекулярные белковые соединения. Однако, высокая проницаемость капилляров приводит к уязвимости нейронов гипоталамуса, к их частому повреждению и вовлечению в патологический процесс, в том числе под влиянием нейровирусов, микробов и их токсинов.

Гипоталамус граничит с ликворсодержащими пространствами головного мозга, так как он составляет дно и боковые стенки III желудочка. Это означает, что нейроны гипоталамуса могут воспринимать химический состав ликвора и тем самым регулировать деятельность внутренних органов при изменении этого состава.

Функции гипоталамуса. Гипоталамус, за счет наличия большого числа разнообразных нейронов, связанных с другими отделами мозга, выполняет разнообразные функции, среди которых выделяют: вегетативные, сенсорные, двигательные и поведенческие (или интегративные).

Гипоталамус как высший вегетативный центр. Гипоталамус содержит нейроны, ответственные за регуляцию активности симпатических и парасимпатических центров ствола мозга и спинного мозга, а также за процессы секреции гормонов гипофиза, щитовидной железы, надпочечников и половых желез. Благодаря этому он участвует в регуляции деятельности всех внутренних органов, в регуляции таких интегративных процессов, как обмен энергии и веществ, терморегуляция, а также формирование различных по модальности биологических мотиваций (например, пищевой, питьевой и половой), благодаря чему организуется поведенческая активность организма, направленная на удовлетворение соответствующих биологических потребностей.

Гипоталамус выполняет следующие виды вегетативных регуляций:

1. Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы, в том числе координация кардиоваскулярных изменений при эмоционально-поведенческих реакциях. В передних ядрах гипоталамуса выявлены депрессорные (парасимпатические), а в задних ядрах – прессорные (симпатические) центры.

2. Регуляция проницаемости сосудистой стенки в различных гематотканевых барьерах.

3. Регуляция эритропоэза, лейкопоэза и тромбоцитопоэза (принимают участие ядра среднего и заднего гипоталамуса).

4. Регуляция активности свертывающей и противосвертывающей систем крови, или регуляция сосудистого, тромбоцитарного и гемокоагуляционного гемостаза.

5. Регуляция активности иммунной системы (совместно с вилочковой железой) организма.

6. Регуляция внешнего дыхания, в том числе координация легочной вентиляции с деятельностью сердечно-сосудистой системы и с соматическими реакциями. Эрготропные (симпатические) зоны гипофиза ответственны за повышение частоты и глубины дыхания, т.е. за повышение вентиляционной функции легких, а трофотропные зоны (парасимпатические) ответственны за снижение этой функции.

7. Регуляция моторной и секреторной деятельности пищеварительного тракта. Ядра переднего и среднего гипоталамуса повышают моторику и секрецию, а ядра заднего гипоталамуса угнетают ее.

8. Регуляция водно-солевого обмена, ионного состава, объема внеклеточной жидкости и других показателей гомеостаза (в том числе кислотно-щелочного равновесия), а также интенсивности мочеобразования.

9. Регуляция белкового, углеводного и жирового обмена (реализуется с участием ядер среднего гипоталамуса).

10. Регуляция основного и общего обмена, а также температуры тела (терморегуляция). Центр химической терморегуляции, или центр теплопродукции, представлен нейронами, расположенными в среднем и заднем гипоталамусе. Центр физической терморегуляции, или центр теплоотдачи, представлен нейронами передней области гипоталамуса.

11. Регуляция эндокринных функций аденогипофиза, надпочечников, щитовидной железы за счет секреции либеринов и статинов. Одной из важнейших функций гипоталамуса является регуляция деятельности гипофиза – главной железы внутренней секреции.

12. Продукция нейрогормонов (окситоцина и антидиуретического гормона, или вазопрессина) и регуляция их выделения в кровь из нейрогипофиза.

13. Регуляция биоритмов. С участием ядра переднего гипоталамуса, связанного со зрительной сенсорной системой, гипоталамус (совместно с эпифизом) участвует в регуляции биологических ритмов. Доказана роль гипоталамуса в формировании циркадианных (т.е. околосуточных) ритмов пищевого и питьевого поведения, двигательной активности, температуры тела, цикла «сон–бодрствование», содержания в крови АКТГ, серотонина, мелатонина и других гормонов и биологически активных веществ.

14. Регуляция цикла «сон–бодрствование». Гипоталамус принимает участие в чередовании состояний сна и бодрствования. Это осуществляется с участием гипногенных нейронов преоптической области, активность

которых регулируется нейронами коры больших полушарий, а также нейронами ретикулярной формации среднего мозга, находящимися в центральном сером околоводопроводном веществе и покрышке (ядра Бехтерева и Гуддена).

15. Регуляция менструального цикла. Менструальный (28–30-дневный) цикл у женщин, связанный с процессом созревания фолликула, овуляцией и функционированием желтого тела, благодаря которому становится возможным оплодотворение и развитие зиготы, находится под контролем нейронов гипоталамуса, продуцирующих гонадолиберин. Эти нейроны находятся преимущественно в среднем гипоталамусе.

16. Регуляция сперматогенеза. Она осуществляется с участием гонадолиберина, который продуцируется нейронами ядер среднего гипоталамуса, а также других ядер гипоталамуса. Все возрастные особенности (начало постоянного созревания сперматозоидов в период полового созревания и окончание этого процесса в постклимактерическом периоде) также связаны с изменением ритма продукции гонадолиберина.

17. Регуляция лактации. Она осуществляется с участием различных нейронов гипоталамуса, в том числе тех, что продуцируют гонадолиберин, пролактолиберин, пролактостатин и окситоцин (эти нейроны расположены в передней и средней областях гипоталамуса).

18. Регуляция сократительной деятельности матки беременных женщин. Она осуществляется за счет различных нейронов гипоталамуса, которые продуцируют гонадолиберин (он необходим для развития беременности), а также окситоцин, при прямом воздействии которого на миоциты матки беременных женщин (накануне срочных родов) или рожениц происходит усиление спонтанной сократительной активности гладких мышц матки, что способствует раскрытию шейки матки и рождению плода.

Формирование мотиваций и организация поведенческой деятельности, направленной на удовлетворение соответствующих биологических потребностей. Гипоталамус участвует в формировании мотиваций и поведенческих реакций, направленных на их удовлетворение:

1) формирование пищевой мотивации, в том числе чувства голода и чувства насыщения. Центр голода находится в латеральном ядре среднего гипоталамуса, а также в отдельных ядрах заднего гипоталамуса;

2) формирование питьевой мотивации (в том числе чувства жажды) и питьевого поведения. В гипоталамусе имеются центр жажды (представлен ядром среднего гипоталамуса) и центры водного насыщения (представлен нейронами вентромедиального ядра среднего гипоталамуса);

3) регуляция полового поведения и полового влечения (либидо). Осуществляется с участием нейронов, локализованных в медиальном пучке переднего мозга (латеральные участки среднего гипоталамуса), а также нейронов преоптической, передней, средней и задней областей гипоталамуса (при взаимодействии с нейронами лимбической системы);

4) формирование агрессивного поведения. В переднем, латеральном и заднем отделах гипоталамуса имеются нейроны, возбуждение которых приводит к формированию агрессивного поведения, характер которого зависит от места локализации нейронов. Так, при раздражении передних отделов гипоталамуса наблюдается пассивно-оборонительная реакция, или ложная ярость; раздражение заднего гипоталамуса вызывает активную агрессию, которая сопровождается расширением зрачков, повышением кровяного давления, сужением просвета артериальных сосудов, сокращением желчного и мочевого пузырей.

Лекция 8
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

1. Морфофункциональная организация древней, старой и промежуточной коры головного мозга.
2. Морфологические и физиологические особенности новой коры большого мозга (неокортекса).
3. Морфологические и физиологические особенности белого вещества большого мозга.
4. Мозговые оболочки головного и спинного мозга.
5. Особенности мозгового кровотока. Гематоэнцефалический барьер.

Кора большого мозга является наиболее дифференцированным отделом нервной системы. Она неоднородна за счет происхождения в филогенезе и представлена древней корой (палеокортекс), старой корой (архикортекс, архиокортекс), промежуточной, или средней, корой (мезокортекс) и новой корой (неокортекс).

Кора большого мозга покрывает поверхность полушарий и образует различные по глубине и протяженности борозды, между которыми расположены различной величины извилины большого мозга. Каждое полушарие разделено на пять долей – лобная, или фронтальная; теменная, или париентальная; затылочная, или окципитальная; височная, или темпоральная, и островковая доля, или островок.

Лобную долю отделяет от теменной доли центральная, или роландова, борозда. В лобной доле различают предцентральную извилину, верхнюю, среднюю и нижнюю извилины. Нижняя извилина делится восходящими бороздами на три части – покрышечную, треугольную и глазничную. Латеральная, или сильвиева, борозда отделяет височную долю от лобной и теменной. *Теменная доля* содержит такие извилины, как постцентральная, верхняя и нижняя теменные дольки (в последней находятся две извилины – надкраевая и угловая). В этой доле различают также лобно-теменную

покрышку – это область, которая образована частично нижней лобной извилиной, предцентральной и постцентральной извилинами. Затылочная доля не содержит четко выраженных извилин. *Височная доля* содержит верхнюю, среднюю и нижнюю височные извилины, а также 2–3 поперечные височные извилины. *Островковая доля* содержит несколько коротких извилин островка и одну длинную извилину островка.

На медиальную поверхность выходят лобная, теменная и затылочная доли. Здесь имеется поясная извилина, которая начинается подмозолистым полем и через перешеек поясной извилины переходит в парагиппокампальную извилину. Позади подмозолистого поля находится паратерминальная извилина. На медиальной поверхности полушарий большого мозга имеется медиальная лобная извилина, которая переходит в парацентральную дольку.

На глазничной поверхности лобной доли находятся прямая извилина, ряд небольших глазничных извилин, медиальная и латеральная обонятельные извилины, обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельный треугольник, обонятельный бугорок, медиальная и латеральная обонятельные полоски. На нижней поверхности височной доли расположена зубчатая извилина, передний конец которой переходит в крючок, а задний – в ленточную извилину. Здесь же находится извилина гиппокампа. Ее передняя часть образует крючок, а задняя переходит в язычную извилину. Остальную часть нижней поверхности височной доли занимают медиальная и латеральная затылочно-височные извилины.

1. Морфофункциональная организация древней, старой и промежуточной коры головного мозга

Древняя (палеокортекс) и старая (архиокортекс) кора включают ряд структур больших полушарий, филогенетически возникших раньше неокортекса.

Древняя кора, или палеокортекс, – это наиболее просто устроенная кора больших полушарий, которая содержит 2–3 слоя нейронов. Компонентами древней коры являются обонятельный бугорок и окружающая его кора, включающая участок переднего продырявленного вещества. В состав древней коры входят такие образования, как препериформная, периамигдалярная области коры, диагональная кора и обонятельный мозг, включающий обонятельные луковицы, обонятельный бугорок, прозрачную перегородку, ядра прозрачной перегородки и свод.

Обонятельный мозг топографически делится на два отдела – 1) периферический отдел, или обонятельная доля, и 2) центральный отдел (извилины мозга). В состав периферического отдела входят образования, лежащие на основании мозга, – обонятельная луковица; обонятельный тракт; обонятельный треугольник; медиальная и латеральная обонятельные извилины; медиальная и латеральная обонятельные полоски; переднее продырявленное пространство (или полоска Брока). В состав центрального отдела

входят три извилины – парагиппокампальная извилина (извилина гиппокампа), зубчатая и поясная извилины.

Старая кора, или архиокортекс (архипаллиум), появляется позже палеокортекса. Она содержит только трои слоя нейронов. В состав архиокортекса входят гиппокамп, основание гиппокампа, зубчатая и поясная извилины.

Промежуточная кора (межуточная кора, средняя кора, или мезокортекс) представляет собой пятислойные участки коры. В состав мезокортекса входят такие образования, как нижний отдел островковой доли, парагиппокампальная извилина и нижний отдел лимбической области коры. При этом под лимбической областью коры понимают часть новой коры полушарий большого мозга, которая занимает поясную и парагиппокампальную извилины.

Упоминая древнюю и старую кору, используют объединенное понятие «архиопалеокортекс». Структуры архипалеокортекса имеют множественные связи, как между собой, так и с другими образованиями мозга, локализованными в стволовой части мозга. Практически все отделы архиопалеокортекса имеют двусторонние связи с ядрами ретикулярной формации среднего мозга, что дает возможность архиопалеокортексу модулировать нисходящее и восходящее влияние ретикулярной формации ствола мозга. Обилие этих связей позволяет объединить в единое целое структуры архиопалеокортекса, промежуточного мозга и ствола мозга. Такое объединение получило название *«лимбическая система»*.

2. Морфологические и физиологические особенности новой коры большого мозга (неокортекса)

Основной структурной особенностью коры является экранный принцип ее организации. Главное в экранной организации нейронных систем заключается в геометрическом распределении проекций высших рецепторных полей на большой поверхности нейронального поля коры. Возникновение экранной организации связано с появлением предметного восприятия и определяет структурные основы более высшего уровня анализа. Для экранной организации наиболее характерна правильная организация клеток и волокон, которые идут перпендикулярно поверхности или параллельно ей. Такая сходная ориентация многих нейронов коры обеспечивает возможности для объединения нейронов в группировки.

Клеточный состав в новой коре очень разнообразен; величина нейронов колеблется от 8–9 мкм до 150 мкм. Преобладающее большинство клеток (их в коре человека 15 млрд) относится к двум типам: пирамидным и звездчатым. Кроме того, в новой коре имеются и веретенообразные нейроны.

Пирамидные нейроны имеют форму тела в виде пирамидки, от основания которой отходит обычно длинный аксон, который может покидать серое вещество, проходя в другие зоны коры, другое полушарие или

структуры мозгового ствола. Различают проекционные (крупные), ассоциативные (средние) и вставочные (мелкие) пирамидные нейроны. От верхушки пирамиды вверх поднимаются дендриты, которые, проходя через несколько слоев коры, делятся Т-образно на тонкие концевые веточки.

Звездчатые нейроны отличаются от пирамидных тем, что их дендриты отходят от всей поверхности тела нейрона. Аксон звездчатых нейронов короткий, сильно ветвящийся, он обеспечивает короткие связи внутри данной нейронной группировки.

Веретенообразные нейроны имеют более длинные аксоны, распространяющиеся чаще горизонтально в пределах серого вещества.

У человека новая кора, т.е. серое вещество, занимает примерно 96% от всей поверхности полушарий большого мозга (толщина серого вещества колеблется от 1,5 до 4,5 мм) и характеризуется многослойностью. По морфологическим особенностям в коре выделяют 6 слоев (пластинок) и для каждой характерны четкие морфологические особенности – нейронный состав, ориентация нейронов, расположение дендритов и аксонов.

Первый слой – молекулярная пластинка (поверхностный молекулярный слой). Это небольшой по толщине слой, который состоит из небольшого количества горизонтально ориентированных мелких нейронов, отростки которых не выходят за пределы коры.

Второй слой – наружная зернистая пластинка (наружный зернистый слой). Он содержит тела множества звездчатых нейронов и мелких пирамидных нейронов, а также сеть тонких нервных волокон.

Третий слой – наружная пирамидная пластинка (наружный пирамидный слой). Содержит тела пирамидных нейронов среднего размера, отростки которых не образуют длинных проводящих путей.

Четвертый слой – внутренняя зернистая пластинка (внутренний зернистый слой). Состоит из плотно расположенных коротких аксонных звездчатых нейронов.

Пятый слой – внутренняя пирамидная пластинка (ганглиозный, или внутренний пирамидный слой). В нем содержатся крупные пирамидные нейроны, или клетки Беца. Этот слой определяется в составе 4-го и 6-го полей (по Бродману), где начинаются корково-ядерные и корково-спинномозговые пути. Они представляют собой аксоны пирамидных нейронов. От пирамидных нейронов отходят многочисленные апикальные дендриты, которые поднимаются в первый слой коры.

Шестой слой – мультиформная пластинка (полиморфный слой). Он состоит из большого количества мелких полиморфных клеток. Их аксоны уходят в белое вещество, а дендриты поднимаются в пятый слой, т.е. во внутреннюю пирамидную пластинку. Этот слой без резких границ продолжается в белое вещество полушарий.

Толщина слоев и количество нейронов в них неодинаковы в различных областях новой коры, в ряде случаев слой делится еще на подслои.

Цитоархитектонические поля коры большого мозга. В различных участках новой коры одного и того же животного или человека имеются определенные особенности в тонкой нейронной организации, количестве и размерах нейронов, ходе волокон, ветвлении дендритов, толщине слоев. На основании такого цитоархитектонического различия в коре больших полушарий выделяются цитоархитектонические поля и области. Бродман (1909) в коре мозга человека выделил 11 областей, включающих в себя 52 поля. Так, в расположенную впереди лобную область включены поля 8, 9, 10, 11, 12, а также 44, 45, 46, 47. В предцентральную область – поля 4 и 6, в постцентральную область – поля 1, 2, 3, 43. Теменная область включает в себя поля 5, 7, 39 и 40, а затылочная 17, 18, 19. Височная область состоит из очень большого количества цитоархитектонических полей: 20, 21, 22, 36, 37, 38, 41, 42, 52.

Наряду с горизонтальной организацией по слоям в неокортексе имеется четкая вертикальная организация в виде систем нейронов, объединенных в вертикальные группировки клеток всех слоев коры. Такая вертикально организованная группа клеток, являющаяся функциональной единицей коры, была названа *вертикальной колонкой коры*.

Вертикально нейроны взаимодействуют теснее, чем горизонтально. Была выдвинута гипотеза колончатой организации неокортекса, основное содержание которой заключалось в следующих пяти положениях:

1. Все нейроны колонки реагируют на одну и ту же модальность однотипных сенсорных стимулов.

2. Все нейроны колонки имеют почти одинаковые рецептивные поля.

3. Все нейроны колонки отвечают на раздражение рецептивных полей с одинаковым латентным периодом.

4. Вертикальные колонки, нейроны которых реагируют на различные модальности однотипных сенсорных стимулов, пространственно разнесены.

5. Активация одной колонки вызывает торможение соседних, непосредственно окружающих ее колонок.

Каждая вертикальная колонка представляет собой вертикальный цилиндр диаметром около 100–150 мм, включающий в себя нейроны всех слоев коры. Это нейронное объединение – локальная нервная сеть, которая, перерабатывая информацию, передает ее с входа на выход. Структурной основой вертикальной корковой колонки являются вертикально ориентированные пучки апикальных дендритов, берущих начало от крупных и средних пирамидных нейронов. Расстояние между отдельными пучками дендритов соответствует расстоянию между группами клеток, образующих колонки. Функционально колонка представляет собой объединение вертикально связанных пирамидных и звездчатых клеток разных слоев, аксоны которых также ветвятся в вертикальном направлении. Звездчатые клетки являются возбуждающими и тормозными интернейронами такого

объединения, имеющего свои афферентные входы, внутрикорковые межнейронные связи и эфферентные выходы по аксонам пирамидных клеток.

Морфофизиологическое изучение взаимоотношений одновременно регистрируемых близкорасположенных нейронов коры привело к представлению о том, что элементарными функциональными единицами являются не отдельные нейроны, а элементарные нейронные объединения – нейронные ансамбли.

Элементарные нейронные ансамбли реализуют свои функции статистически, и участие отдельных нейронов в каждом элементарном ансамбле не фиксированное, а в той или иной степени вероятностное. С вероятностно-статистическими свойствами элементарных нейронных ансамблей связаны высокая пластичность и надежность функционирования нейронных систем неокортекса.

Элементарные нейронные ансамбли являются «кирпичиками», наиболее простыми элементами, из которых могут складываться более крупные нейронные объединения в виде динамической мозаики их пространственно-временного распределения. В узорах динамической мозаики отражаются воспринимаемые события и вызываемые ими акты нервной деятельности. Несколько элементарных нейронных ансамблей, расположенных в разных слоях коры, объединены в вертикальные колонки коры.

Колонкам корковых нейронов присуща тонкая функциональная специализация. Так, в соматосенсорной коре каждая колонка иннервирует только одно спинальное моторное ядро и получает строго определенные, топографически раздельные кожные и проприоцептивные сигналы с конечности, иннервируемой этим ядром.

Элементарные нейронные ансамбли и вертикальные колонки коры представляют начальные уровни нейронных объединений в коре, т.е. их микросистемы. Следующим этапом интеграции нейронов является объединение нескольких вертикальных микроколонок в более крупное объединение – макроколонку, или функциональный корковый модуль. Структурной основой образования таких корковых модулей является горизонтальное ветвление аксонов специфических таламокортикальных афферентов, а также горизонтальные связи аксонов звездчатых клеток и аксонных коллатералей пирамидных нейронов.

Локализация функций в коре. В зависимости от характера выполняемых функций новая кора состоит из моторных, сенсорных и ассоциативных областей.

Моторные зоны коры у человека расположены в предцентральной области (передней центральной извилине и задних отделах верхней и средней лобных извилин), в цитоархитектонических полях 4 и 6. Кроме них на медиальной поверхности коры расположена дополнительная моторная область.

Сенсорные зоны коры осуществляют высший уровень сенсорного анализа. Они получают афферентную импульсацию от специфических ядер

таламуса и, пространственно распределяя ее на экранной проекции, имеют топический принцип организации. Поэтому они называются проекционными зонами. Наряду со сложным анализом в сенсорных зонах происходят интеграция и критическая оценка информации, которая приходит сюда по специфическим афферентным входам. Сенсорная афферентация, поступающая в кору, имеет множественное представительство: каждая из сенсорных зон включает зону первичной проекции, вторичную и третичную. Основными сенсорными зонами являются зрительная, слуховая и соматическая сенсорные системы коры.

Зрительная сенсорная система коры представлена первой зрительной областью (поле 17) и второй зрительной областью (поля 18 и 19). В первой зрительной области имеется четкое пространственное распределение сетчатки – ретинотопическая организация. При локальном разрушении участков поля 17 выпадают соответствующие участки поля зрения.

Вторичные зрительные области (поля 18 и 19) осуществляют ассоциацию зрительной информации с тактильной, проприоцептивной и слуховой информацией. Такой синтез обеспечивает более полную оценку зрительной информации, дает представление о ее значимости. Если повреждение поля 17 приводит к потере зрения, то повреждение полей 19 и 18 – к нарушению оценки увиденного; теряется способность понимать смысл написанного текста. Если электрическое раздражение поля 17 вызывает у человека световые ощущения, то стимуляция поля 19 – зрительные галлюцинации. При поражении поля 37 возникает зрительная предметная агнозия, при поражении поля 39 – нарушение восприятия пространственных отношений.

Слуховая сенсорная система коры состоит из первичных слуховых зон (поля 41 и 42), расположенных в основном в латеральной борозде, и вторичных слуховых областей (поля 21, 22, 52). Электрическое раздражение первичной слуховой коры вызывает ощущение шума и звона в ушах, а одностороннее поражение вызывает нарушение слуха, но не приводит к полной глухоте в связи с сохранением слуховой коры в противоположном полушарии.

Вторичные слуховые зоны имеют ассоциативные связи с другими сенсорными системами, их деятельность связана с оценкой видовой и индивидуальной значимости звуковых сигналов. Отдельные участки вторичных слуховых полей в левом полушарии человека связаны с пониманием звучащих слов и способностью их произносить. Поэтому при их поражении (поле 22) возникает сенсорная афазия, или афазия Вернике.

Соматическая сенсорная система коры анализирует сигналы кожной, мышечной и висцеральной чувствительности. Она состоит из первичной и вторичной соматосенсорных областей. Первичная соматосенсорная зона занимает заднюю центральную извилину (поля 1, 2 и 3) и является высшим уровнем анализа информации от рецепторов кожи и мышц. Сюда приходят аксоны релейных клеток заднего вентрального ядра таламуса.

При электрической стимуляции локальных участков соматосенсорной коры у человека возникают ощущения давления, прикосновения или тепла на соответствующем участке противоположной стороны тела. При поражении участка этой области наступает потеря тонкой градации тактильных ощущений и появляется неловкость движения в соответствующей части тела.

Вторая соматосенсорная зона расположена в латеральной борозде, вентральнее первой сенсорной зоны, и занимает значительно меньшую площадь. Сюда поступают аксоны релейных клеток центрального заднего ядра таламуса, несущие информацию и от висцерорецепторов. В области постцентральной извилины, где представлена тактильная и температурная рецепция ротовой полости, происходит анализ вкусовых сенсорных сигналов.

Ассоциативные зоны коры (в отличие от проекционных зон) не имеют специализированных входов, конкретных проявлений при стимуляции или поражении. Они являются «молчащими» зонами. Основными ассоциативными зонами являются теменная (поля 5, 7, 39, 40) и лобная (поля 8, 9, 10, 11, 12) ассоциативные области.

Теменная ассоциативная область обеспечивает воссоздание целостных образов предметов или явлений. Здесь осуществляется интеграция афферентных потоков разных сенсорных систем, необходимая для реализации приспособительного поведения. При ее повреждении нарушается способность комплексного восприятия предметов во всей совокупности их качественных признаков, дифференцировки предметов, пространственной дискриминации. В первую очередь теряется способность синтеза отдельных компонентов в сложную систему целесообразного поведения. Стимуляция участков теменной области приводит к изменениям в процессах памяти. Так, с помощью подобной процедуры можно вызвать у человека воспоминания о событиях, в которых он раньше участвовал. Эти воспоминания сопровождаются такими же эмоциональными переживаниями, как и во время прошедших раньше событий.

У человека передние участки лобной области участвуют в реализации наиболее сложных процессов, связанных с сохранностью личности, формированием социальных отношений. Предполагают, что эти участки лобной коры связаны с механизмами организации целенаправленной деятельности, формированием программы действия и принятием решения.

Лобные области коры у человека непосредственно участвуют в деятельности второй сигнальной системы – речевой сигнализации. Раздражение или повреждение нижних участков лобной коры левого полушария приводит к различным нарушениям речевой функции. При поражении центра Брока наступает моторная афазия, когда нарушаются речевые движения. Больной способен издавать отдельные звуки, но не может произнести ни одного слова. При других локализациях поражения нарушается способность писать – аграфия, способность читать вслух или способность воспринимать речь (сенсорная афазия Вернике).

3. Морфологические и физиологические особенности белого вещества большого мозга

Масса белого вещества в обоих полушариях большого мозга составляет 465 г, а объем – 445 см^3. Оно образуется из миелинизированных нервных волокон, среди которых выделяют *проекционные, ассоциативные и комиссуральные волокна*.

Проекционные волокна обеспечивают двустороннюю связь коры со всеми рецепторами организма и всеми рабочими органами. Ассоциативные и комиссуральные волокна объединяют кору полушарий в целостную динамическую систему. Проекционные нервные волокна делят на *восходящие волокна и нисходящие.*

Восходящие волокна соединяют кору полушарий с нижележащими центрами и передают импульсы к коре, а нисходящие волокна передают информацию от коры к нижерасположенным структурам мозга и рабочим органам. Восходящие волокна представлены слуховыми и таламическими лучистостями.

Нисходящие пути от коры больших полушарий. Различают 6 основных путей, по которым информация от коры больших полушарий достигает нижерасположенных структур мозга.

Ассоциативные нервные волокна соединяют между собой различные участки коры в пределах одного и того же полушария. Среди них есть волокна, которые на всем своем протяжении остаются в толще самой коры, – это *интракортикальные ассоциативные волокна*. Их очень много, особенно в поверхностных слоях коры. Те ассоциативные волокна, которые выходят из коры в белое вещество, а затем вновь возвращаются в кору в другом месте, называются *экстракортикальными ассоциативными волокнами*. Они подразделяются на короткие и длинные. Короткие ассоциативные пути представлены дугообразными волокнами большого мозга, которые соединяют соседние извилины мозга. К длинным ассоциативным путям относятся:

1) верхний продольный пучок, соединяющий лобную, затылочную и теменную доли;

2) нижний продольный пучок, связывающий затылочную долю с височной;

3) крючковидный пучок, связывающий полюс лобной доли с крючком височной доли и смежными с ним извилинами;

4) пояс, соединяющий область обонятельного треугольника и подмозолистое поле с крючком.

Комиссуральные нервные волокна соединяют участки различных полушарий. К ним относятся мозолистое тело, передняя спайка и спайка свода.

Мозолистое тело – главное соединительное звено полушарий мозга. Оно представляет собой вытянутое образование длиной 7–9 см и является самой большой спайкой, или комиссурой, мозга. Отходящие от мозолистого

тела волокна в каждом полушарии образуют лучистость мозолистого тела, которая представлена лобной, теменной, височной и затылочной частями.

Передняя спайка состоит из двух частей. Передняя часть соединяет между собой крючки обеих височных долей, а задняя часть связывает парагиппокампальные извилины. Таким образом, эта спайка относится к обонятельному мозгу.

Спайка свода расположена между ножками свода (под валиком мозолистого тела) и соединяет между собой правый и левый гиппокамп. Нервные волокна этой спайки начинаются в сером веществе гиппокампа одной стороны, вступают в ножки свода, переходят через среднюю линию и направляются в серое вещество гиппокампа другой стороны.

Свод относится к белому веществу мозга, а также к обонятельному мозгу. Он представляет собой сильно изогнутый удлиненный тяж, состоящий из продольных проекционных волокон. В нем различают тело, ножки и столбы. Тело свода располагается под мозолистым телом. Боковые поверхности тела свода свободно прилегают к таламусам, к их верхним поверхностям и медиальным верхним краям. Задний отдел свода – это правая и левая ножки свода. Они срастаются с нижней поверхностью мозолистого тела.

Таким образом, свод с помощью мощных проекционных волокон соединяет между собой крючок парагиппокампальной извилины с сосцевидными телами, а в конечном итоге соединяет между собой обонятельный мозг (гиппокамп, парагиппокампальную извилину), таламус, гипоталамус и средний мозг.

4. Мозговые оболочки головного и спинного мозга

Спинной и головной мозг окружен тремя мозговыми оболочками – твердой, паутинной и мягкой.

Твердая оболочка – самая наружная оболочка. Представляет собой оболочку из плотной фиброзной ткани с большим количеством эластических волокон. Наружная ее поверхность шероховата (она обращена к внутренней поверхности позвоночного канала и костей черепа), а внутренняя – гладкая, покрытая плоскими клетками.

В спинном мозге между твердой оболочкой и позвонками образуются пространства, которые заполнены жировой и рыхлой соединительной тканью. В них расположена обширная сеть венозных сосудов (внутренние позвоночные венозные сплетения). Это пространство получило название *эпидурального* (или экстрадурального) пространства.

В головном мозге твердая мозговая оболочка сращена с надкостницей черепа, т.е. эпидурального пространства в полости черепа нет. Однако между двумя пластинками твердого вещества залегают синусы твердой мозговой оболочки, представляющие собой коллекторы, по которым венозная кровь из вен головного мозга, глаз, твердой мозговой оболочки и черепных костей собирается в систему внутренних яремных вен. Синусы имеют туго

натянутые стенки и в них отсутствуют клапаны. Различают такие синусы, как верхний сагиттальный синус; нижний сагиттальный синус; прямой синус; поперечный синус (самый крупный); сигмовидный синус, который переходит в верхнюю луковицу внутренней яремной вены; пещеристый синус, расположенный по бокам турецкого седла, в котором проходит внутренняя сонная артерия; клиновидно-теменной синус; верхний и нижний каменистые синусы, базилярное сплетение, затылочный синус.

Твердая мозговая оболочка головного мозга иннервируется глазничной ветвью тройничного нерва, а также снабжается ветвями блуждающего нерва и симпатическими волокнами.

Паутинная оболочка – представляет собой тонкую, полупрозрачную соединительно-тканную оболочку, лишенную сосудов и покрытую эндотелием. Она располагается кнутри от твердой оболочки. В пространстве между твердой мозговой и паутинной оболочками – *субдуральное пространство* – в спинном и головном мозге проходят выходящие из мозга нервные корешки. Здесь они сопровождаются паутинной и мягкой оболочками, которые служат наружным влагалищем для нервов.

В спинном мозге паутинная оболочка при помощи многочисленных арахноидальных трабекул в ряде мест срастается с мягкой оболочкой. Между паутинной и мягкой оболочками находится *субарахноидальное* (или подпаутинное) пространство, которое заполнено спинно-мозговой жидкостью.

В головном мозге паутинная оболочка связана с твердой мозговой оболочкой грануляциями паутинной оболочки, а с мягкой оболочкой – подпаутинными трабекулами. Субдуральное пространство, как и в спинном мозге, заполнено спинно-мозговой жидкостью. Грануляции паутинной оболочки представляют собой органы, осуществляющие путем фильтрации отток спинно-мозговой жидкости в венозные синусы твердой мозговой оболочки.

Паутинная оболочка головного мозга покрывает только извилины, не заходя в борозды мозга. Т.е., паутинная оболочка перекидывается как бы мостиком от извилины к извилине. Поэтому в местах, где нет плотного контакта с мозгом, формируется подпаутинное (субарахноидальное) пространство. В отдельных местах эти пространства имеют сравнительно большие размеры, и поэтому они получили название цистерн. Выделяют такие цистерны, как:

- мозжечково-мозговая (между мозжечком и продолговатым мозгом; самая большая цистерна);
- цистерна латеральной ямки большого мозга (соответствует латеральной, или сильвиевой, борозде);
- межножковая цистерна (между ножками мозга);
- цистерна перекреста (между перекрестом зрительных нервов и лобными долями);
- цистерна мозолистого тела, обходящая цистерна (по бокам ножек мозга и крыши среднего мозга);

- боковая и средняя цистерны моста.

Обычно мозжечково-мозговая цистерна сообщается с межножковой цистерной, которая переходит в цистерну латеральной борозды, откуда спинномозговая жидкость переходит в более мелкие цистерны.

Все подпаутинные полости мозга сообщаются между собой с полостью IV желудочка, а через этот желудочек – с полостью остальных желудочков мозга. В подпаутинном пространстве собирается спинно-мозговая жидкость (ликвор) из разных отделов мозга.

Мягкая оболочка (или сосудистая оболочка) – самая внутренняя оболочка мозга. Она окутывает головной и спинной мозг и даже следует внутрь мозговых борозд, проходя в само вещество мозга. Мягкая оболочка образована нежной рыхлой соединительной тканью. Она состоит из двух слоев пучков коллагеновых волокон (наружного продольного и внутреннего кругового). В толще мягкой оболочки залегает большое количество кровеносных сосудов (проникающих в вещество мозга) и нервов. Сопровождая сосуд в ткань мозга, мягкая оболочка создает как бы для него влагалище или сосудистую основу. В этих влагалищах имеются узкие щели, которые сообщаются с подпаутинным пространством. Сосудистая оболочка в спинном мозге образует пластинку – зубчатую связку. Зубцы этой связки прирастают к паутинной оболочке, а вместе с ней – и к твердой оболочке. Они удерживают спинной мозг в срединном положении, как бы подвешивая его в субарахноидальном пространстве, содержащем спинно-мозговую жидкость. Зубчатая связка делит субарахноидальное пространство спинного мозга на передний и задний отделы.

Ликвор (спинно-мозговая или цереброспинальная жидкость). Одномоментно в желудочках мозга и подпаутинном пространстве спинного и головного мозга находится около 120–150 мл ликвора, причем большая часть его приходится на подпаутинные пространства и только 20–40 мл содержится в желудочках мозга. Ликвор – это прозрачная, бесцветная жидкость с низкой плотностью и низким содержанием биологически активных веществ. Ликвор содержит такое же количество солей, как и плазма крови, его pH близок к pH крови. В ликворе мало белка, небольшое количество лейкоцитов, в том числе лимфоцитов, отсутствуют ферменты и иммуноглобулины.

Ликвор выполняет разнообразные физиологические функции. С точки зрения механики ликвор представляет собой жидкую среду, в которой находится мозг. Это предохраняет ткань мозга от толчков и сотрясений. Иначе говоря, ликвор необходим для обеспечения мягким тканям мозга гидравлической подушки, создающей надежную механическую защиту нервных клеток. Ликвор принимает участие в питании, метаболических процессах нервной ткани, в удалении за ее пределы продуктов обмена веществ. Одновременно ликвор заменяет лимфу, т.е. с помощью ликвора осуществляется

дренирование тканей мозга и удаление из них осколков клеток, больших молекул в венозную систему, куда впадает ликвор.

Ликвор обеспечивает постоянство водно-осмотической среды, обеспечивает нормальное кровоснабжение в полости черепа, а также проявляет защитное действие, обладая бактерицидными свойствами и являясь компонентом иммунной системы мозга.

Ликвор образуется в основном из крови в результате ультрафильтрации и своеобразной секреторной деятельности сосудистых сплетений, расположенных в желудочках мозга. Богатая иннервация сосудистых сплетений и наличие в них рецепторных приборов указывают на то, что процесс ликворообразования регулируется ЦНС.

Из боковых (I и II) желудочков мозга ликвор поступает через межжелудочковые (Монроевы) отверстия в III желудочек. Из него через сильвиев водопровод он поступает в IV желудочек, из которого через срединное отверстие (Маженди) поступает в мозжечково-мозговую цистерну. Из боковых углублений IV желудочка через латеральные отверстия (Люшка) ликвор направляется в мозжечково-мозговую цистерну.

Другим источником образования ликвора является тканевая жидкость. За сутки образуется около 550 мл ликвора. Это означает, что примерно каждые 6 часов происходит полное его обновление.

5. Особенности мозгового кровотока. Гематоэнцефалический барьер

Мозг потребляет значительно больше кислорода, чем другие ткани организма. Составляя 2–3% общего веса организма, мозговая ткань поглощает в состоянии покоя до 13–20% кислорода, потребляемого всем организмом. Такое потребление обеспечивается интенсивным мозговым кровотоком – в расчете на 100 г ткани ежеминутно в мозг приходит около 50 мл крови. В среднем мозг массой 1500 г получает ежеминутно около 750 мл крови. При интенсивной умственной деятельности общий мозговой кровоток возрастает, хотя и незначительно.

Головной мозг, как никакой другой орган, требует регулярного и точно дозированного поступления и оттока крови. От того, получают ли клетки мозга с кровью необходимое количество питательных веществ, своевременно ли удаляются продукты их жизнедеятельности, зависят здоровье и сама жизнь человека.

Это объясняется тем, что головной мозг, обладая высокой интенсивностью обменных процессов, лишен субстрата, обеспечивающего питание нервной ткани за счет анаэробных процессов. Поэтому даже кратковременное нарушение кровоснабжения вызывает серьезные изменения работы клеток. Через 1,5–2 мин после прекращения поступления крови наступает потеря сознания. Если обескровливание продолжается до 3 мин, то возникают структурные нарушения нервных клеток. Через 5–6 мин наступают необратимые изменения и их гибель. Таким образом, нормальная деятельность

головного мозга возможна только при достаточном количестве кислорода, поступающего из крови.

Артериальный приток крови. Подача крови в головной мозг идет по 4 магистральным сосудам: по двум внутренним сонным артериям и по двум позвоночным артериям. У человека по сонным артериям к головному мозгу притекает до 70–90% крови – значительно больше, чем по позвоночным артериям. Поэтому закупорка одной внутренней сонной артерии человека в 75% случаев приводит к тяжелым нарушениям функций мозга.

Эти четыре магистральные артерии, войдя в череп, сливаются вместе и образуют на основании мозга анастомоз, или артериальное кольцо, которое получило название артериального (виллизиевого) круга. Конструкция виллизиева круга гарантирует полную возможность перехода крови из передней части в заднюю, из правой половины в левую. Из-за важности артериального круга мозга для нормальной жизнедеятельности всего организма его называют «сердцем мозга».

От виллизиева круга берут начало сосуды, которые идут на наружную поверхность мозга (полушария головного мозга снабжаются кровью по трем артериям: передней, средней и задней мозговым), где образуют сети пиальных сосудов, от которых отходят в глубь мозга внутримозговые артерии, дающие многочисленные мозговые капилляры. Сети пиальных сосудов (находящихся на поверхности мозга) связаны между собой многочисленными анастомозами, которые способствуют быстрому перемещению крови из одной области мозга в другую, обеспечивая, как и в виллизиевом круге, высокую надежность кровообращения. Большое количество анастомозов между соседними артериями обеспечивает одинаковое давление крови по всей поверхности больших полушарий и внутри мозга.

Внутримозговые ветви артерий вступают в кору полушарий на некотором и относительно постоянном расстоянии друг от друга. В среднем на 1 см^3 мозга человека приходится от 12 до 27 артерий. При этом серое вещество мозга снабжается кровью значительно обильнее, чем белое. Так, 1 мм^3 коры мозга содержит в среднем 1000 мм капилляров, а белое вещество – около 200 мм.

Особенностью питающих сосудов коры больших полушарий является то, что артерии, спускающиеся в глубь мозга, принимают радиальное направление, поэтому их называют *радиальными.* По мере погружения они ветвятся на более мелкие артерии. Среди них выделяют короткие радиальные артерии, кровоснабжающие верхние три слоя коры, и длинные, обеспечивающие кровью нижние слои коры и белое вещество.

Стенки артериальных сосудов – пиальных и внутримозговых (радиальных) – содержат слой эндотелиальных клеток, 1–2 слоя гладкомышечных клеток (они регулируют просвет артерий) и соединительно-тканную наружную оболочку, в которой находятся пучки коллагеновых волокон. Эти волокна образуют сетевидный каркас. В крупных артериях здесь же

располагаются так называемые струны, стабилизирующие конфигурации сосудов и ограничивающие возможность расширения их просвета. Кроме того, в наружной оболочке артерий имеются нервные проводники и клетки, содержащие в своей цитоплазме многочисленные плотные гранулы. В гранулах таких клеток (тканевые базофилы) содержатся биологически активные вещества (гистамин, гепарин, норадреналин, серотонин), способные оказывать влияние на проницаемость эндотелия и на сокращение гладких мышц. Артериолы, т.е. более мелкие артерии, имеют один сплошной слой гладкомышечных клеток, которые в прекапиллярных артериолах выполняют роль сфинктера, т.е. регулятора кровенаполнения капилляра. Следует отметить, что гладкомышечные клетки в мозговых артериях расположены в виде пологой спирали. При таком расположении гладкомышечных клеток сокращение или расширение сосуда существенно не меняет толщину стенки, что имеет немаловажное значение для функционирования мозговых сосудов.

Пиальные (или поверхностные) артерии мозга проходят в каналах, образованных мягкой мозговой оболочкой. Они окружены свободно перемещающейся спинно-мозговой жидкостью, что создает благоприятные условия для изменения их диаметра, не оказывая при этом механического воздействия на ткань головного мозга.

И пиальные сосуды, и внутримозговые сосуды за счет наличия в них гладкомышечных клеток способны менять свой просвет при действии гуморальных факторов, а также при возбуждении парасимпатических и симпатических волокон и аксонов корковых нейронов.

Капиллярная сеть. Капилляр обеспечивают поступление к нейронам и нейроглии кислорода и питательных веществ, а также удаление углекислого газа и различных метаболитов. При этом капилляры мозга обеспечивают гематоэнцефалический барьер, т.е. избирательную проницаемость для одних веществ и полную непроходимость для других веществ.

Для мозга характерна высокая насыщенность капиллярами, особенно в сером веществе, где плотность капилляров выше, чем в белом веществе почти в 2–3 раза. Особенно много капилляров в паравентрикулярных ядрах гипоталамуса и в коре мозжечка.

Стенка мозговых капилляров (как и в других органах) образована одним слоем тонких длинноотростчатых эндотелиальных клеток и узким слоем базальной (основной) мембраны, состоящей из переплетений тончайших волоконец. Это свойство стенки капилляра и обеспечивает ***гематоэнцефалический барьер (ГЭБ).*** Доказательством наличия ГЭБ служат данные о том, что характер действия на организм некоторых веществ при их введении в кровь или ликвор может быть совершенно различен. Если в кровь вводится вещество, которое не проходит через гематоэнцефалический барьер, то реакция организма на его введение будет зависеть только от того, как на введенное вещество реагируют периферические органы. Если же это вещество вводится непосредственно в ликвор, реакция на его введение

в первую очередь зависит от действия вещества на нервные центры. Так, внутривенное введение АТФ снижает системное артериальное давление (вследствие расширения артерий и артериол большого круга кровообращения), в то время как введение АТФ непосредственно в ликвор повышает артериальное давление в результате возбуждающего действия АТФ на сосудодвигательный центр продолговатого мозга.

Считается, что гематоэнцефалический барьер поддерживает относительное постоянство состава и свойств внутренней среды. ГЭБ предохраняет от попадания в мозг норадреналина, серотонина, адреналина и ряда других веществ, которые постоянно циркулируют в крови. Такое вещество, как билирубин, даже при желтухе, когда его содержание в крови резко повышено, не проходит через ГЭБ и отсутствует в мозге. Не проходят гематоэнцефалический барьер и такие вещества, как соединения йода, соли азотной кислоты, соли салициловой кислоты, метиленовая синь, все коллоиды, иммунные тела, антибиотики (пенициллин и стрептомицин). Таким образом, гематоэнцефалический барьер защищает центральную нервную систему от попаданий чужеродных, не свойственных организму веществ, обеспечивая при этом поступление к нейрону лишь необходимых для нормального его функционирования веществ. В то же время, как показывают клинические наблюдения и данные содержимого ликвора, возможности ГЭБ имеют определенные пределы. Известно, например, что через этот барьер в мозг (и в ликвор) легко попадают алкоголь, хлороформ, стрихнин, морфин, столбнячный токсин. Этим объясняется быстрое действие на нервную систему указанных веществ при их поступлении в организм.

Защитная функция ГЭБ менее развита к моменту рождения и в раннем возрасте, формируясь в постнатальном периоде. Поэтому у ребенка при различных заболеваниях часто появляются судороги и значительно повышается температура тела, что указывает на легкое проникновение в цереброспинальную жидкость токсических веществ, у взрослого человека такие явления не наблюдаются.

Повысить проницаемость гематоэнцефалического барьера могут следующие факторы:

1. Нарушение анатомической структуры мозга.
2. Введение некоторых лекарственных препаратов (например, антибиотиков) вместе с гиалуронидазой или гистамином.
3. Для ускорения проникновения через ГЭБ антибиотиков можно использовать их аэрозольную ингаляцию, а не внутримышечные инъекции.
4. Длительная бессонница и голодание, усиленная мышечная работа (переутомление).
5. Низкая (34°С) или высокая температура тела (42–43°С).
6. Алкалоз (рН до 7,7) и ацидоз (рН до 6,6).
7. Введение гипер- и гипотонических растворов в кровь.

8. Наркоз (эфир, уретан, хлоралгидрат) нарушает проницаемость ГЭБ для сахара, поэтому после наркоза его много в цереброспинальной жидкости.

Венозный отток. Капилляры мозга переходят в радиальные внутримозговые вены, которые на поверхности мозга образуют пиальные вены. Кровь из них вливается в венозные синусы, образованные твердой мозговой оболочкой. В конечном итоге венозная кровь от мозга оттекает в яремные вены.

Венозное русло головного мозга имеет значительно большую емкость по сравнению с артериями, а также выраженную сеть анастомозов, позволяющих крови оттекать как в направлении глубоких, так и поверхностных сосудов. Имеются многочисленные пути оттока крови из черепа. Это дает возможность быстро и равномерно выводить продукты обмена нейронов, создавая благоприятные условия для работы мозга.

Вены головного озга имеют очень тонкую стенку. Она представлена эндотелием и базальной мембраной. Гладкомышечные клетки имеются лишь в некоторых глубоких внутримозговых венах или в местах впадения вен в венозные синусы головного мозга. Эндотелий вен обладает способностью к активному транспорту, в том числе к пиноцитозу. Однако с участием этого механизма эндотелиальные клетки вен способны перемещать в большом объеме только воду. Тем самым обеспечивается своевременная регуляция объема мозга.

ГЛАВА 3
ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Лекция 9
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

1. Морфологические особенности организации вегетативной нервной системы (ВНС).
2. Строение симпатического отдела вегетативной нервной системы.
3. Строение парасимпатического отдела ВНС.
4. Морфофункциональные особенности метасимпатической нервной системы.
5. Отличия вегетативной нервной системы от соматической нервной системы.
6. Центры регуляции вегетативных функций.

1. Морфологические особенности организации вегетативной нервной системы (ВНС)

Вегетативная (или автономная) нервная система (ВНС) представляет собой совокупность нейронов (ядерных образований) головного и спинного мозга, нервных ганглиев и нервных сплетений, иннервирующих гладкую мускулатуру всех органов, сердце и железы и участвующих в регуляции деятельности внутренних органов (схема 3).

Первые сведения о структуре и функции автономной нервной системы относятся ко II веку нашей эры, когда Клавдий Гален, выдающийся философ, биолог, врач и анатом, назвал нервный ствол, расположенный вдоль позвоночного столба, «симпатическим», а также описал ход и распределение блуждающего нерва.

В 1801 году Франсуа Биша разделил жизненные процессы в организме на животные и органические (растительные), полагая, что животные процессы зависят от спинного мозга, подчинены соматической нервной системе, в то время как органические подчиняются симпатической системе.

В 1907 году И. Рейл для обозначения нервных структур, регулирующих внутренние отправления, ввел понятие «вегетативная нервная система» (ВНС). Основной этап в изучении ВНС связан с именем английского физиолога Дж. Ленгли, который в 1889 г. разработал и применил в практике никотиновый метод. В высоких концентрациях, как показал Дж. Ленгли, никотин блокирует передачу возбуждения в ВНС. Дж. Ленгли ввел в литературу такие понятия, как преганглионарные и постганглионарные волокна, и впервые дал достаточно полное описание морфологии ВНС. Он разделил всю ВНС на два основных отдела – парасимпатический и симпатический. Он предложил называть ВНС автономной нервной системой (АНС), которая способна самостоятельно осуществлять процессы регуляции деятельности внутренних органов.

В настоящее время, согласно действующей Международной анатомической номенклатуре, термин «автономная нервная система» полностью заменяет все ранее существовавшие названия: «растительная», «висцеральная», «непроизвольная», а также термин «вегетативная нервная система», который традиционно широко используется в физиологии. При этом в ней выделяют два основных отдела – симпатический и парасимпатический. А.Д. Ноздрачев предложил выделять еще один отдел – метасимпатический.

Главная функция ВНС состоит в поддержании постоянства внутренней среды, при различных воздействиях на организм, что достигается путем согласованной регуляции деятельности всех сосудов, внутренних органов и систем в условиях покоя и при выполнении любого вида деятельности человека и животных в различных условиях среды обитания и в соответствии с текущими потребностями организма. При этом симпатический отдел ВНС способствует мобилизации деятельности жизненно важных органов, а также повышению энергообразования в соответствующих внутренних органах и в

скелетных мышцах за счет активации гликогенолиза, глюконеогенеза, липолиза и других процессов, т.е. проявляет эрготропное действие. Кроме того, симпатическая система оказывает адаптационно-трофическое влияние, расширяя тем самым возможности адаптации к неблагоприятным условиям среды существования.

Парасимпатический отдел ВНС оказывает трофотропное действие, т.е. способствует восстановлению нарушенного во время активности организма гомеостаза, а также оптимальному функционированию деятельности желудочно-кишечного тракта. При этом деятельность обоих отделов ВНС учитывает интересы организма как единого целого.

Метасимпатическая нервная система оказывает регулирующее воздействие на деятельность отдельных сегментов или областей органа, воздействуя на его гладкомышечные структуры или железистый эпителий (пищеварительный тракт, мочеполовой тракт, дыхательные пути, репродуктивный тракт), а также на мышечные клетки сердца.

Классификация отдельных компонентов ВНС. В каждом отделе спинного и головного мозга, а также на периферии имеются скопления нейронов, которые относятся к вегетативной нервной системе. Вегетативная нервная система – это центральные (внутримозговые, или сегментарные) структуры, расположенные в стволе мозга и в спинном мозге, вегетативные узлы (или ганглии), и идущие от них к органу постганглионарные (послеузловые) волокна. К центральным структурам ВНС относят парасимпатические ядра III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов, парасимпатические нейроны спинного мозга, а также симпатические нейроны, находящиеся в боковых рогах спинного мозга. Имеются вегетативные центры регуляции висцеральных функций, которые контролируют деятельность собственно вегетативной нервной системы, т.е. координируют деятельность всех трех отделов вегетативной нервной системы. Эти центры расположены в:

- продолговатом мозге и в мосту (центры регуляции отдельных систем организма, например, дыхательный центр, сосудодвигательный центр, кардиоингибирующий центр);
- ретикулярной формации ствола (моноаминергическая система);
- гипоталамусе и других структурах лимбической системы (центры регуляции деятельности внутренних органов, сосудов и различных гомеостатических процессов);
- мозжечке, базальных ядрах и структурах новой коры полушарий головного мозга.

Все эти образования предложено называть надсегментарными структурами ВНС, или высшими вегетативными центрами, основной задачей которых является организация деятельности функциональных систем, ответственных за регуляцию психических, соматических и висцеральных функций.

Для упрощения представлений о многоэтажной иерархической конструкции ВНС все ее ядра или отдельные нейроны, имеющие отношение

к регуляции деятельности сосудов и внутренних органов, условно делят на четыре этажа.

Первый, или базовый, этаж представлен внутриорганными, сплетениями парасимпатического и метасимпатического отделов вегетативной нервной системы. По А.Д. Ноздрачеву, это низшие вегетативные рефлекторные центрамы.

Второй этаж – это паравертебральные и превертебральные ганглии, на уровне которых также могут замыкаться вегетативные рефлексы метасимпатического отдела ВНС.

Третий уровень – это центральные структуры симпатической и парасимпатической системы (скопление преганглионарных нейронов в стволе мозга и спинном мозге).

Четвертый этаж – это высшие вегетативные центры, или надсегментарные, структуры, т.е. вегетативные нейроны ствола мозга, мозжечка, гипоталамуса и других компонентов лимбической системы, а также новой коры.

В вегетативной нервной системе выделяют симпатический и парасимпатический отделы. Эти отделы имеют центральную и периферические части. Центральные структуры расположены в среднем, продолговатом и спинном мозге; периферические представлены ганглиями и нервными волокнами. Многие внутренние органы получают как симпатическую, так и парасимпатическую иннервацию.

2. Строение симпатического отдела вегетативной нервной системы

Центральная часть симпатического отдела ВНС состоит из многочисленных мультиполярных нейронов, располагающихся в боковых рогах спинного мозга на протяжении от VIII шейного до II–III поясничного сегментов. Эти нейроны, которые часто называют преганглионарными (или спинно-мозговыми симпатическими нейронами), образуют симпатический, или спинно-мозговой, центр Якобсона. Их аксоны, совокупность которых называется преганглионарными волокнами, выходят из спинного мозга в составе его передних корешков через межпозвоночные отверстия. Вскоре после выхода симпатические волокна, идущие в составе спинно-мозговых нервов, отделяются от двигательных (соматических) волокон и далее идут самостоятельно в виде белых соединительных ветвей и вступают в ганглии пограничного симпатического ствола (околопозвоночные или паравертебральные ганглии). Часть волокон образует здесь синаптические контакты с нейронами данного ганглия, а часть проходит данный ганглий транзитом и образует синаптические контакты либо с нейронами других ганглиев пограничного симпатического ствола, либо образует эти контакты с нейронами превертебральных (предпозвоночных) ганглиев. Эти ганглии лежат на большом расстоянии от ЦНС. Они входят в состав таких вегетативных сплетений, как чревное, верхнее и нижнее брыжеечные сплетения, брюшное аортальное сплетение, верхнее подчревное сплетение, нижнее

подчревное (или тазовое) сплетение. Именно на эффекторных нейронах превертебральных ганглиев заканчиваются прошедшие, не прерываясь через узлы пограничного симпатического ствола, преганглионарные волокна. Аксоны нейронов превертебральных ганглиев достигают иннервируемых органов.

Периферическая часть симпатического отдела ВНС состоит из:

1) правого и левого симпатических (или пограничных) стволов;

2) нервов, отходящих от этих стволов;

3) сплетений (чревное, верхнее и нижнее брыжеечные сплетения, брюшное аортальное сплетение, верхнее подчревное сплетение, нижнее подчревное, или тазовое, сплетение), которые залегают вне или внутри органов и образованы нервами, идущими от пограничного ствола, а также превертебральными ганглиями.

Симпатические стволы образованы ганглиями, которые связаны между собой межганглионарными ветвями. Оба ствола лежат по соответствующим сторонам позвоночного столба от уровня основания черепа до вершины копчика. Ганглии симпатического ствола – это совокупность нейронов, имеющих различную величину и веретенообразную форму. Число ганглиев симпатического ствола, за исключением шейного отдела, соответствует числу спинно-мозговых нервов: симпатический ствол содержит 3 шейных, 10–12 грудных, 4–5 поясничных, 4 крестцовых и 1 непарный узел, который залегает на передней поверхности копчика, объединяя оба симпатических ствола.

От каждого ганглия (узла) симпатического ствола отходят два рода ветвей: 1) соединительные ветви; 2) ветви, идущие к вегетативным сплетениям.

Соединительные ветви ганглиев симпатического ствола бывают двух видов: белые и серые. Белые ветви представляют собой преганглионарные (предузловые) нервные волокна, связывающие спинной мозг с симпатическим стволом. Белый вид этих волокон объясняется наличием в их составе миелиновых нервных волокон, т.е. аксонов спинно-мозговых (преганглионарных) нейронов. Часть этих аксонов контактирует с нейронами данного ганглия, а часть проходит транзитом к соседним ганглиям или к превертебральным ганглиям.

Так как боковые рога располагаются лишь в пределах от 8-го шейного до 2–3-го поясничных сегментов спинного мозга, то преганглионарные волокна для узлов, располагающихся выше (для области шеи) или ниже уровня указанных сегментов (для области нижних отделов поясничной и всей крестцовой области), следуют в межузловых ветвях симпатического ствола.

Серые соединительные ветви отходят от ганглиев симпатического ствола и вновь идут к спинно-мозговому нерву, в составе которого эти волокна без перерыва достигают регулируемых объектов – желез, гладких мышц или кардиомиоцитов. В составе серых ветвей идут

постганглионарные (послеузловые) волокна. Отсутствие у них миелина придает этим волокнам розово-серую окраску.

Таким образом, белые соединительные волокна и межузловые волокна содержат преганглионарные волокна, а серые – постганглионарные.

Брюшные вегетативные сплетения образуются ветвями грудного и поясничного отделов симпатического ствола. Эти ветви представляют собой преганглионарные волокна, прошедшие транзитом через ганглии симпатического ствола. Эти волокна подходят к симпатическим узлам, которые лежат впереди позвоночника и вместе с блуждающим нервом, т.е. с волокнами парасимпатической системы, образуют следующие пять сплетений.

1. Чревное (или солнечное) сплетение – самое крупное, непарное вегетативное сплетение, которое связано с грудным аортальным и с верхним брыжеечным сплетениями. К чревному сплетению посылают свои ветви поясничные нервы – большой грудной внутренностный нерв, малый грудной внутренностный нерв, блуждающий нерв (правый и левый), поясничные узлы, грудное аортальное сплетение и диафрагмальный нерв. От чревного сплетения отходят множество ветвей, которые образуют вторичные, более мелкие сплетения, в том числе парные – надпочечниковое, почечное, яичниковое, мочеточниковое, диафрагмальные узлы, а также непарные – печеночное, селезеночное, желудочное и панкреатическое сплетения.

2. Верхнее брыжеечное сплетение также является крупным сплетением, в образовании которого принимают участие ветви чревного и брюшного аортального сплетения. Его ветви образуют более мелкие сплетения, в том числе кишечное.

3. Нижнее брыжеечное сплетение, ветви которого образуют верхнее прямокишечное сплетение; оно в свою очередь соединено со средним и нижним прямокишечными сплетениями.

4. Брюшное аортальное сплетение.

5. Верхнее подчревное сплетение, переходящее в нижние подчревные (или тазовые) сплетения (левое и правое).

Крестцовые внутренностные нервы вместе с блуждающим нервом и ветвями других сплетений образуют в полости малого таза ряд тазовых сплетений, в том числе нижнее подчревное (или тазовое) сплетение, которое лежит вокруг прямой кишки и около половых органов и мочевого пузыря. Ветви этого сплетения образуют более мелкие сплетения, в том числе среднее и нижнее прямокишечные, мочепузырное сплетения (от него идут верхний и нижний нервы мочевого пузыря), сплетение семявыносящего протока, предстательное сплетение, нервы пещеристых тел полового члена или клитора, маточно-влагалищное сплетение, ветвями которого являются мощные влагалищные нервы.

3. Строение парасимпатического отдела ВНС

Парасимпатический отдел автономной нервной системы имеет центральные и периферические образования. Как и в симпатической части, передача возбуждения к исполнительному органу осуществляется по двухнейронному пути. Вместе с тем парасимпатический отдел имеет ряд особенностей:

1) его центральные структуры расположены в трех различных, далеко отстоящих друг от друга участках мозга (средний мозг, продолговатый мозг и крестцовый отдел спинного мозга);

2) для него характерно наличие значительно более длинных преганглионарных и коротких постганглионарных волокон;

3) парасимпатические волокна иннервируют только определенные зоны тела, которые также снабжаются симпатической и метасимпатической иннервацией.

Центральная часть (головной отдел парасимпатической системы) представлена скоплением парасимпатических нейронов III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов. С учетом локализации этих нейронов головной отдел парасимпатической системы нередко подразделяется на среднемозговую часть (III) и ромбовидную часть, так как ядро VII пары находится в варолиевом мосту, а ядра IX и X пар – в продолговатом мозге.

Парасимпатическое добавочное ядро глазодвигательного нерва (III пары) залегает на дне водопровода среднего мозга на уровне верхних бугров четверохолмия. Оно регулирует активность сфинктера зрачка (т.е. мышцы, суживающей зрачок) и регулирует активность ресничной мышцы глаза, благодаря которой обеспечивается механизм аккомодации.

Парасимпатическое ядро промежуточного нерва (VII пары) называется верхним слюноотделительным ядром. Оно лежит в области моста. Оно регулирует деятельность подъязычной и многочисленных мелких слюнных желез слизистой оболочки дна полости рта. Часть нейронов этого слюноотделительного ядра промежуточного нерва (VII пары) регулирует деятельность соответственно слезных желез и многочисленных желез слизистой оболочки полости носа, твердого и мягкого неба.

Парасимпатическое ядро языкоглоточного нерва (IX пары), т.е. нижнее слюноотделительное ядро, расположенное в задней части продолговатого мозга, регулирует деятельность околоушной слюнной железы, а также желез слизистой оболочки щек, губ, зева и корня языка.

Парасимпатическое ядро блуждающего нерва (X пары), т.е. заднее ядро блуждающего нерва, находящееся в продолговатом мозге, предназначено для регуляции деятельности сердца, трахеи, бронхов, пищевода, желудка, печени и желчного пузыря.

Таким образом, парасимпатические ядра ствола мозга формируют основу центров слюноотделения, секреторной и моторной деятельности желудка, рвоты, слезотечения и сердечной деятельности.

Периферическая часть парасимпатического отдела представлена преганглионарными волокнами стволовых нейронов, проходящими в составе III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов, а также периферическими парасимпатическими ганглиями, среди которых выделяют два типа – внестенные (или экстрамуральные) и внутристенные (или интрамуральные). экстрамуральные узлы головы преимущественно состоят из клеток парасимпатической системы. Эти узлы располагаются по ходу ветвей тройничного нерва и связаны с ними соединительными ветвями. К этим узлам подходят три типа нервов – чувствительные, симпатические и парасимпатические. Первые два типа волокон проходят транзитом, при этом чувствительные волокна несут информацию к мозгу, а симпатические волокна (постганглионарные) – к иннервируемому органу. Волокна парасимпатических корешков заканчиваются на нейронах ганглиев. Аксоны этих нейронов, образуя постганглионарные волокна, достигают иннервируемого органа. Все три вида волокон (чувствительные, симпатические и парасимпатические) образуют периферические ветви этих ганглиев.

Интрамуральные парасимпатические ганглии головы – это многочисленные нервно-клеточные скопления, которые залегают в стенках внутренних органов. Аксоны нейронов, находящиеся в этих ганглиях, подобно аксонам нейронов экстрамуральных ганглиев, образуют парасимпатические постганглионарные волокна, которые непосредственно контактируют с регулируемым органом.

Центральная часть крестцового отдела парасимпатической системы представлена нейронами, залегающими в боковых рогах серого вещества спинного мозга в области I–III или II–IV крестцовых сегментов в виде парного парасимпатического ядра. Эти нейроны образуют центры мочеиспускания, дефекации, эрекции и частично центр эякуляции. Поражение этих центров ведет к выпадению названных функций.

4. Морфофункциональные особенности метасимпатической нервной системы

К этому отделу относятся интрамуральные системы всех полых висцеральных органов, обладающих собственной автоматической двигательной активностью: сердце, бронхи, мочевой пузырь, пищеварительный тракт, матка, желчный пузырь и желчные пути.

Внутриорганный отдел имеет все звенья рефлекторной дуги: афферентный, вставочный и эфферентный нейроны, которые полностью находятся в органе и нервных сплетениях внутренних органов. Этот отдел отличается более строгой автономностью, т.е. независимостью от ЦНС, так как не имеет прямых синаптических контактов с эфферентным звеном соматической рефлекторной дуги. Вставочные и эфферентные нейроны внутриорганной нервной системы имеют контакты с симпатическими и парасимпатическими нервами, а некоторые эфферентные нейроны могут быть общими

с постганглионарными нейронами парасимпатической нервной системы. Все это обеспечивает надежность в деятельности органов. Внутриорганный отдел характеризуется наличием собственных сенсорного и медиаторного звеньев. Преганглионарные волокна выделяют ацетилхолин и норадреналин, постганглионарные – АТФ и аденозин, ацетилхолин, норадреналин, серотонин, дофамин, адреналин, гистамин и т.д. Главная роль принадлежит АТФ и аденозину.

В сфере управления этого отдела находятся гладкие мышцы, всасывающий и секретирующий эпителий, локальный кровоток, местные эндокринные и иммунные механизмы. Если с помощью ганглио-блокаторов выключить внутриорганную иннервацию, то орган теряет способность к осуществлению координированной ритмической моторной функции. Основная функциональная роль внутриорганного отдела – это осуществление механизмов, обеспечивающих относительное динамическое постоянство внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций.

5. Отличия вегетативной нервной системы от соматической нервной системы

ВНС отличается от соматической нервной системы, т.е. от двигательных систем мозга, по ряду признаков.

1. *Расположение компонентов рефлекторной дуги.* Рефлекторная дуга как соматического, так и вегетативного рефлекса состоит из трех звеньев: афферентного (сенсорного, чувствительного), вставочного (ассоциативного) и эффекторного (исполнительного). Афферентное звено может быть общим для соматической и вегетативной рефлекторных дуг. Однако в вегетативной нервной системе эффекторный нейрон располагается за пределами спинного или головного мозга и находится в ганглиях. Ганглии могут располагаться около позвоночника (паравертебральные), в нервных сплетениях вблизи внутренних органов (превертебральные) или в стенках внутренних органов (интрамуральные). В соматической нервной системе эффекторные нейроны находятся в ЦНС (серое вещество спинного мозга).

2. *Выход нервных волокон из мозга.* Соматические нервные волокна покидают спинной мозг сегментарно и перекрывают иннервацией не менее трех смежных сегментов. Волокна ВНС выходят из трех участков – из ствола мозга, а также из грудопоясничного и крестцового отделов спинного мозга. Они иннервируют все органы и ткани без исключения. При этом большинство висцеральных систем имеет тройную иннервацию – симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую.

3. *Эффект перерезки передних корешков спинного мозга*. У экспериментальных животных подобная процедура сопровождается полным перерождением всех соматических эфферентных волокон, но не влияет на периферическую часть ВНС. Это связано с тем, что находящийся на периферии

эфферентный нейрон ВНС получает дополнительную импульсацию от нейронов метасимпатической нервной системы.

4. *Особенности нервных волокон ВНС.* Основная часть преганглионарных волокон ВНС – это безмякотные или тонкие мякотные волокна с диаметром не более 5 мкм, т.е. являются волокнами типа В, а постганглионарные волокна еще тоньше и лишены миелиновой оболочки (волокна типа С). Эфферентные же волокна соматической нервной системы относятся к волокнам типа А – они представляют собой толстые, мякотные волокна большого (12–14 мкм) диаметра. Отсюда и различная скорость проведения нервных импульсов. Если в вегетативных нервах возбуждение распространяется со скоростью от 1–3 до 18–20 м/с, то в соматических нервах – 70–120 м/с.

5. *Потенциал действия*. Вегетативные нервные волокна менее возбудимы, чем соматические, и обладают более длительным рефрактерным периодом, большей хронаксией и меньшей лабильностью. Поэтому для их возбуждения необходимо более сильное раздражение, чем для соматических волокон. Аксоны соматических нейронов длинные, на своем протяжении не прерываются. Вегетативные нервные волокна прерываются в ганглиях.

6. Центры регуляции вегетативных функций

Центры регуляции вегетативных функций разделяются на спинальные, стволовые (бульбарные, мезэнцефалические), гипоталамические, мозжечковые, центры ретикулярной формации, лимбической системы, корковые. В основе их взаимодействия лежит принцип иерархии. Каждый более высокий уровень регуляции обеспечивает и более высокую степень интеграции вегетативных функций.

Спинальные центры. На уровне спинного мозга происходит регуляция просвета зрачка, величины глазной щели, сосудистого тонуса, потоотделения. Стимуляция этих центров приводит к усилению и учащению сердечной деятельности, расширению бронхов. Здесь расположены также центры дефекации, мочеиспускания, половых рефлексов (эрекции и эякуляции).

Стволовые центры. Эти центры находятся в продолговатом мозге, мосту, среднем мозге.

За счет ядер блуждающих нервов происходит торможение деятельности сердца, возбуждение слезоотделения, усиление секреции слюнных, желудочных желез, поджелудочной железы, желчевыделения, усиление сокращений желудка и тонкой кишки.

Сосудодвигательный центр отвечает за рефлекторное сужение и расширение сосудов и регуляцию кровяного давления.

Дыхательный центр регулирует смену вдоха и выдоха.

В продолговатом мозге находятся центры, с помощью которых осуществляются такие сложные рефлексы, как сосание, жевание, глотание, чихание, кашель, рвота.

В передних буграх четверохолмия в среднем мозге располагаются центры, регулирующие зрачковый рефлекс и аккомодацию глаза.

Гипоталамические центры. Гипоталамус является главным подкорковым центром интеграции висцеральных процессов, что обеспечивается вегетативными, соматическими и эндокринными механизмами.

Стимуляция *ядер задней группы гипоталамуса* сопровождается реакциями, аналогичными раздражению симпатической нервной системы: расширение зрачков и глазных щелей, учащение сердечных сокращений, сужение сосудов и повышение АД, торможение моторной активности желудка и кишечника, увеличение содержания в крови адреналина и норадреналина, концентрации глюкозы. Задняя область гипоталамуса отвечает за регуляцию теплопродукции и оказывает тормозящее влияние на половое развитие.

Стимуляция *передних ядер гипоталамуса* приводит к эффектам, подобным раздражению парасимпатической нервной системы: сужение зрачков и глазных щелей, замедление частоты сердечных сокращений, снижение артериального давления, усиление моторной активности желудка и кишечника, увеличение секреции желудочных желез, стимуляция секреции инсулина и снижение уровня глюкозы в крови. Передние ядра регулируют теплоотдачу и оказывают стимулирующее влияние на половое развитие.

Средняя группа ядер гипоталамуса обеспечивает регуляцию метаболизма и водного баланса. Вентромедиальные ядра отвечают за насыщение, латеральные ядра – за голод (центры голода и насыщения). Паравентрикулярное ядро – центр жажды.

Гипоталамус отвечает за эмоциональное поведение, формирование половых и агрессивно-оборонительных реакций.

С помощью нейротропных средств можно избирательно воздействовать на гипоталамические структуры и регулировать состояние голода, жажды, аппетита, страха, половые реакции.

Центры лимбической системы. Эти центры отвечают за формирование вегетативного компонента эмоциональных реакций, пищевое, сексуальное, оборонительное поведение, регуляцию систем, обеспечивающих сон и бодрствование, внимание.

Мозжечковые центры. Благодаря наличию активирующего и тормозного механизмов мозжечок может оказывать стабилизирующее влияние на деятельность висцеральных органов посредством корригирования висцеральных рефлексов.

Центры ретикулярной формации. Ретикулярная формация осуществляет тонизирование и повышение активности других вегетативных нервных центров.

Центры коры больших полушарий. Кора больших полушарий осуществляет высший интегративный контроль вегетативных функций посредством нисходящих тормозных и активирующих влияний на ретикулярную формацию и другие подкорковые вегетативные центры. Координирует вегетативные и соматические функции в системе поведенческого акта.

ГЛАВА 4
ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Лекция 10
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

1. Схема структурной организации сенсорных систем.
2. Общие принципы организации сенсорных систем.
3. Классификация сенсорных рецепторов.
4. Этапы переработки информации при восприятии.
5. Принципы кодирования информации.

1. Схема структурной организации сенсорных систем

Сенсорные системы (или анализаторы) представляют собой совокупность образований, обеспечивающих восприятие сенсорных раздражителей. Сенсорные системы информируют организм о всех изменениях, происходящих в окружающей среде, вызывая адекватные поведенческие реакции. Деятельность любой сенсорной системы начинается с восприятия рецепторами внешней для нервной системы физической или химической энергии, трансформации ее в нервные импульсы и передачи их в мозг через цепи нейронов, образующих ряд уровней в периферической и центральной нервной системе. Каждая сенсорная система включает периферический отдел (рецепторы, спинно- и черепно-мозговые ганглии), проводниковый отдел (чувствительные нервы, проводящие тракты) и центральные образования, расположенные в различных отделах спинного и головного мозга. Все сенсорные системы образуют связи с моторными и интегративными системами, благодаря которым формируются ответные реакции организма на воздействия среды (схема 4).

По выполняемой роли выделяют внешние и внутренние анализаторы.

Внешние анализаторы воспринимают и анализируют изменения внешней среды (зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, тактильный и температурный анализаторы), их возбуждение воспринимается субъективно в виде ощущений. Роль внешних анализаторов заключается в: обеспечении познания внешнего мира; приспособлении организма к окружающей среде; поддержании тонуса ЦНС.

С помощью внешних анализаторов организм познает свойства предметов и явлений окружающей среды, полезные и негативные стороны их воздействия на организм. Поэтому нарушения функции внешних анализаторов, особенно зрительного и слухового, чрезвычайно сильно затрудняют познание внешнего мира.

Приспособление организма к окружающей среде обеспечивают особые свойства анализаторов и их взаимодополняющая роль. Анализаторы

способны функционировать в широком диапазоне интенсивностей раздражений. Так, например, мы можем читать при тусклом и ярком слепящем солнечном свете, что обеспечивается механизмами адаптации и повышением чувствительности анализаторов.

Внутренние (висцеральные) анализаторы воспринимают и анализируют изменения внутренней среды организма, показателей гомеостаза. К внутренним анализаторам относят анализаторы положения тела (вестибулярный и двигательный) и болевой. Колебания показателей внутренней среды в пределах физиологической нормы у здорового человека обычно не воспринимаются субъективно в виде ощущений. Информация, идущая из внутренней среды, играет важную роль в регуляции функций внутренних органов, обеспечивая приспособление организма в различных условиях его жизнедеятельности. Роль вестибулярного и двигательного анализаторов заключается в восприятии и анализе положения тела в пространстве и частей тела друг относительно друга, а также в поддержании естественной позы и восстановлении нарушенной позы с помощью регуляции мышечного тонуса и его перераспределения. Болевой анализатор информирует о повреждающих действиях на организм.

2. Общие принципы организации сенсорных систем

Все сенсорные системы имеют общие принципы конструкции и организации. Физиологический смысл многоэтажности в конструкции сенсорной системы состоит в обусловливании поэтапной обработки информации. На каждом этапе происходит выделение отдельных признаков информативного сигнала. Каждый уровень системы работает на основе двух входов: входа информации – восходящий путь и входа управления – нисходящий путь. Формирование большого количества уровней переработки информации в эволюции привело к формированию большого числа каналов для ее передачи. Дублирование каналов связи является одним из путей обеспечения надежности работы сенсорных систем.

Принцип конвергенции и дивергенции обусловливает как связь однозначных элементов на всех уровнях сенсорной системы по типу меченой линии, так и широкое взаимодействие между всеми элементами каждого уровня. Последнее приводит к нарушению четкой линейности проведения информации по независимым каналам сенсорной системы. Частичное перекрытие каналов обработки сигналов еще больше повышает надежность работы системы в целом. Механизмы конвергенции и дивергенции необходимы для неискаженной передачи сведений об отдельных признаках наряду с их объединением при формировании целостного образа.

Положительная обратная связь используется для усиления сигнала, а также для выделения сигнала из шума, т.е. из той части информации, которая в данный момент не несет биологически значимой информации. Отрицательная обратная связь предотвращает чрезмерное возбуждение

нервных элементов при действии стимула высокой интенсивности. Система положительной и отрицательной обратных связей играет существенную роль в фильтрации избыточной информации и выделении биологически значимых признаков сигнала.

Для большинства сенсорных систем характерно то, что органы чувств на одной стороне тела связаны преимущественно с противоположной стороной центрального отдела сенсорной системы. Принцип двусторонней симметрии проявляется только в относительной степени, так как даже первичный афферентный путь от рецепторов может быть связан с обоими симметричными мозговыми аппаратами. Между симметричными отделами устанавливаются комиссуральные горизонтальные связи, обеспечивающие их объединение для выполнения целостной функции. Основным механизмом парной деятельности мозга является механизм функциональной асимметрии при действии локализованных в пространстве раздражителей. Пространственная модель ранее действующего стимула сравнивается с пространственной моделью текущего стимула. Механизм функциональной асимметрии характерен только для специфического канала сенсорной системы.

3. Классификация сенсорных рецепторов

Организм человека обеспечен разнообразными высокоспециализированными сенсорными рецепторами, за счет активации, которых нервная система получает информацию о внешних воздействиях и состоянии внутренней среды организма. Сенсорные рецепторы способны воспринимать энергию внешнего стимула, трансформировать ее в энергию электрохимических процессов, которая в виде нервного импульса по чувствительным нервам передается в центральную нервную систему. Важное свойство рецепторов – избирательная чувствительность к адекватным сигналам.

Рецептором может быть как участок дендрита сенсорного нейрона, так и весь нейрон. Это так называемые *первичночувствующие* рецепторы. Слуховые, вестибулярные, вкусовые рецепторы представлены клетками не нервного происхождения. Импульс, возникший в такой клетке, передастся через синапс на сенсорный нейрон. Такие рецепторы называют *вторичночувствующими.*

По *расположению* сенсорные рецепторы подразделяют на:

- экстерорецепторы, воспринимающие сигналы из внешней по отношению к организму среды;
- проприорецепторы, воспринимающие сигналы о положении тела в пространстве и взаимном расположении частей тела;
- интерорецепторы, воспринимающие сигналы из внутренней среды организма (табл. 3).

Таблица 3 – Классификация сенсорных рецепторов

Сенсорная модальность	Тип рецепторного образования	Локализация рецепторов
Экстерорецепторы		
Тактильная Болевая Температурная Давление	Тельца Мейснера, тельца Меркеля Свободные нервные окончания Тельца Руффини, колбы Краузе Тельца Пачини	Кожа Кожа Кожа Кожа
Проприорецепторы		
Растяжение мышц Напряжение мышц Суставное чувство	Нервно-мышечное веретено Нервно-сухожильный орган Гольджи Свободные нервные окончания	Брюшко мышцы Сухожилие мышцы Суставные связки
Интерорецепторы		
Химический состав Осмотическое давление Давление жидкости Болевая	Хеморецепторы Осморецепторы Барорецепторы Ноцирецепторы	Коротидный синус Гипоталамус Кровеносные сосуды, внутренние полые органы Внутренние органы
Специальные виды чувствительности		
Зрительная Слуховая Вестибулярная (положение головы, угловое ускорение) Запах Вкус	Палочки и колбочки Волосковые клетки Волосковые клетки Обонятельные клетки Вкусовые луковицы	Сетчатка глаза Улитка внутреннего уха Полукружные каналы, мешочки внутреннего уха Слизистая оболочка носовых ходов Поверхность языка

В зависимости от *физической природы воспринимаемых стимулов* сенсорные рецепторы подразделяют на:

- хеморецепторы, чувствительные к действию химических веществ;
- фоторецепторы, чувствительные к световым сигналам;
- механорецепторы, чувствительные к давлению, вибрации, перемещению, степени растяжения;
- терморецепторы, чувствительные к изменениям температуры;
- осморецепторы, чувствительные к изменению осмотического давления крови.

В зависимости от *эффектов, вызываемых активацией рецепторов,* они подразделяются на барорецепторы (давления), вибрации, тепловые, холодовые, болевые (ноцицепторы) и т.д.

В зависимости от *воздействия на органы чувств* рецепторы подразделяются на: слуховые, зрительные, вестибулярные, вкусовые, обонятельные.

4. Этапы переработки информации при восприятии

Первый этап обработки информации заключается в трансформации специфической энергии адекватного раздражителя в неспецифический процесс нервного возбуждения.

Несмотря на большое разнообразие рецептирующих структур, процессы, в них протекающие, характеризуются сходством и состоят из нескольких этапов: поглощение энергии раздражителя, запуск внутриклеточных молекулярных механизмов, изменение проницаемости мембран, возникновение рецепторного потенциала и его электротоническое распространение к пресинаптическим структурам, выделение медиатора в синаптическую щель, возникновение генераторного потенциала (у вторичночувствующих рецепторов), возникновение и распространение потенциала действия. Если рецептор первичночувствующий, то роль генераторного потенциала выполняет рецепторный потенциал.

В зависимости от параметров воздействия возникает рецепторный потенциал той или иной полярности, формы, амплитуды и длительности, что в многообразии нервных импульсов посылается в вышележащие уровни сенсорной системы, передавая информацию об интенсивности, длительности и дискретности раздражителя.

Анализ поступающего сигнала – это процесс кодирования информации о свойствах раздражителя, предполагающий первоначальное разделение комплекса этих параметров, которых достаточно много даже у самых простых объектов и явлений внешней среды, на элементарные, т.е. характеризующиеся очень узким участком из всего диапазона модальности раздражителя. Механизмы кодирования информации разнообразны и реализуются на разных уровнях сенсорной системы.

Выделение биологически значимой информации позволяет организму из всей воздействующей информации выбирать ту, которая необходима для него в данный момент времени. Для этого этапа необходима информация от неспецифических структур мозга, которая оценивает внутреннее состояние организма.

Формирование субъективного образа – это процесс декодирования информации, включающий процессы формирования образа и его опознание. Формирование образа – процесс синтеза информации обо всех выделенных элементарных признаках. Опознание образа – завершающий этап восприятия; он заключается в отнесении образа к известному человеку, кругу предметов или явлений. Критерием опознания образа является способность его вербализовать или совершить в ответ на него адекватную реакцию. Процессы, обеспечивающие опознание образа, протекают в ассоциативных областях коры и требуют как синтеза гетеромодальной информации от разных сенсорных систем, так и информации, извлекаемой из долговременной памяти, о тех объектах и явлениях, которые по признакам близки к опознаваемому.

5. Принципы кодирования информации

Принцип специфичности рецепторов заключается в способности рецепторов избирательно реагировать на определенные параметры раздражителя. Например, колбочки с разной чувствительностью к длинам волн видимого спектра, рецепторы боли, давления, вибрации и т.д.

Принцип меченой линии говорит о возможности моносинаптической передачи импульсов от рецепторов к некоторому центральному нейрону, возбуждение которого соответствует выделению определенного качества стимула.

Принцип частотного кода наиболее явно связан с кодированием интенсивности раздражения. Между интенсивностью раздражителя и частотой вызываемых им потенциалов действия просматривается четкая зависимость. Она может быть логарифмической, степенной или носить 5-образный характер в зависимости от уровня сенсорной системы, интенсивности стимула и свойств рецепторов.

Принцип числа нервных элементов, участвующих в передаче информации. Чем интенсивнее стимул, тем больше сенсорных клеток активируется и больше волокон принимает участие в передаче импульсов в центральные структуры мозга.

Принцип паттерна ответа нейрона (структурной организации импульсов – потенциалов действия – во времени). Отличительной чертой активности нейронов сенсорных структур мозга является устойчивость временного паттерна ответа. Такая система передачи информации имеет ряд ограничений: она требует дополнительных операций и времени для определения длительности реакции нейрона, а эффективность передачи информации зависит от состояния нейрона, что делает данную систему кодирования недостаточно надежной.

Принцип ансамбля нейронов в кодировании информации означает, что информация передается исключительно через возбуждение группы нейронов, входящих в соответствующие ансамбли. Разные наборы возбужденных нейронов одного и того же ансамбля соответствуют разным параметрам стимула. Данный способ кодирования является достаточно надежным, однако для кодирования каждого типа стимулов необходим свой уникальный набор нейронов.

Принцип кодирования информации номером детектора (детекторного канала) означает, что сигнал следует по цепочке нейронов, конечное звено которой представлено нейроном-детектором простых или сложных признаков, избирательно реагирующим на определенный физический признак или их комплекс.

Принцип векторного кодирования сигнала отражает работу целой системы нейронов-детекторов. Локусы возбуждения появляются в такой системе нейронов при воздействии стимула. С изменением параметров стимула локус возбуждения будет смещаться.

Лекция 11
ЗРИТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

1. Морфологические особенности глаза человека.
2. Психофизическая характеристика света. Основные показания зрения.
3. Оптический аппарат глаза.
4. Механизм фоторецепции.
5. Психофизиологические характеристики зрения.
6. Восприятие пространства.

Зрительная система (зрительный анализатор) представляет собой совокупность защитных, оптических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих световые раздражители. Благодаря деятельности зрительного анализатора различают цвет предметов, их освещенность, размеры, форму, расстояние, на которое они удалены от глаза и друг от друга, подвижность предметов. Все это позволяет оценивать окружающую среду, ориентироваться в ней, выполнять различные виды целенаправленной деятельности. Через глаза поступает около 90% всей информации об окружающем мире. Орган зрения располагается в глазнице, стенки которой выполняют защитную роль.

У млекопитающих (и человека) развитие частей глаза происходит из различных источников. В конце 1-го месяца развития зародыша человека боковые стенки переднего мозгового пузыря выпячиваются, образуя первичные глазные пузырьки. Их ножки – глазные стебельки – превращаются в зрительные нервы, а передняя часть пузырька впячивается в его полости, таким образом, формируется двухслойный глазной бокал, который преобразуется в сетчатку. Хрусталик формируется из эктодермы, расположенной впереди глазного пузырька. На 2-м месяце развития из мезенхимы, окружающей глазной бокал, начинают формироваться сосудистая оболочка, склера, роговица и стекловидное тело. В течение 6-8 месяцев внутриутробного развития исчезают сосуды стекловидного тела и капсулы хрусталика, и рассасывается зрачковая мембрана, закрывающая отверстие зрачка.

Складки эктодермы, образующие веки, начинают формироваться на 3-м месяце развития. Из эктодермы происходит и эпителий конъюнктивы. Из выростов последнего возникает слезная железа.

1. Морфологические особенности глаза человека

Периферический отдел зрительного анализатора – фоторецепторы глаза, основными элементами которого являются: глазное яблоко со световоспринимающим и оптическим аппаратами; двигательный аппарат, представленный тремя парами глазных мышц; а также слезный аппарат и веки, выполняющие защитную функцию.

Глазное яблоко. Форма глаза шаровидная. У взрослых диаметр его составляет около 24 мм и весит 6–8 г, а у новорожденных – около 16 мм. Форма глазного яблока у новорожденных более шаровидная, чем у взрослых. В результате такой формы глазного яблока новорожденные дети в 80–94% случаев обладают дальнозоркой рефракцией. Рост глазного яблока продолжается после рождения. Интенсивнее всего оно растет первые пять лет жизни, менее интенсивно – до 9–12 лет.

Глазное яблоко шаровидное, с двумя выступающими – передним и задним – полюсами. Передний полюс соответствует наиболее выступающей части наружной фиброзной оболочки, а задний – наиболее выступающей части, расположенной латеральнее места выхода зрительного нерва. Линия, соединяющая эти точки, называется наружной осью глазного яблока. Линия, соединяющая точку внутренней поверхности роговицы (соответствует переднему полюсу) с точкой на поверхности внутренней оболочки глаза – сетчатке (соответствует заднему полюсу), получила название внутренней оси глазного яблока. Выделяют также зрительную ось глазного яблока – линию, соединяющую его передней полюс с центральной ямкой сетчатки (точкой наилучшего видения).

Глазное яблоко состоит из оболочек: наружной фиброзной, средней сосудистой, и внутренней чувствительной (сетчатка), – и ядра глаза (водянистая влага передней и задней камер, хрусталик, стекловидное тело).

Фиброзная оболочка глазного яблока – наружная плотная оболочка, выполняющая защитную и светопроводящую функции. Передняя, меньшая, ее часть прозрачная и называется роговицей. Задняя, большая, часть имеет белесоватый цвет, непрозрачная и называется склерой.

Роговица – одна из прозрачных, светопроводящих и светопреломляющих сред глаза, представляет собой выпукло-вогнутую округлую пластинку, лишенную кровеносных и лимфатических сосудов. Питание ее происходит за счет водянистой влаги передней камеры глаза. Роговица состоит в основном из особой плотной волокнистой соединительной ткани, называемой собственным веществом (стромой), покрыта снаружи многослойным плоским неороговевающим эпителием, а изнутри – однослойным плоским эпителием (эндотелий) роговицы. В роговице содержится большое количество нервных окончаний, что обусловливает рефлекторное смыкание век при малейшем прикосновении к ней.

Роговица у новорожденных детей более толстая и выпуклая. К 5 годам толщина роговицы уменьшается, а радиус кривизны ее с возрастом почти не меняется. С возрастом роговица становится более плотной и ее преломляющая сила уменьшается.

Склера состоит из плотной волокнистой соединительной ткани толщиной около 1 мм и выполняет защитную и опорную функции. Видимая часть склеры в области глазной щели покрыта эпителием, переходящим в эпителий конъюнктивы глаза. В области перехода склеры в роговицу

находятся небольшие, неправильной формы, выстланные эндотелием разветвленные полости, сообщающиеся между собой и образующие венозной синус склеры, обеспечивающий отток водянистой влаги из передней камеры глаза. В задней ее части имеются многочисленные отверстия, через которые проходят сосуды и выходят пучки волокон зрительного нерва. На склере прикрепляются глазодвигательные мышцы.

Склера у детей тоньше и обладает повышенной растяжимостью и эластичностью.

Сосудистая оболочка глазного яблока, имеет толщину 0,2–0,4 мм и содержит большое количество кровеносных сосудов, обеспечивая питание сетчатки глаза и выделение водянистой влаги. Она регулирует интенсивность светового потока и кривизну хрусталика. Сосудистая оболочка состоит из собственно сосудистой оболочки, ресничного тела и радужки.

Собственно сосудистая оболочка составляет большую часть сосудистой оболочки и выстилает изнутри заднюю часть склеры. Она образована сосудами и соединительной тканью с пигментными клетками, рыхло сращена с наружной оболочкой; между ними находится узкая щель – околососудистое пространство.

Ресничное тело представляет собой среднюю утолщенную часть сосудистой оболочки, лежащую между собственно сосудистой оболочкой и радужкой в виде кругового валика позади радужки, с наружным ресничным краем которой ресничное тело сращено. В толще ресничного тела залегает ресничная мышца, в которой выделяют циркулярные, радиарные и продольные мышечные волокна.

Ресничное тело продуцирует водянистую влагу передней и задней камер глаза и регулирует ее обмен. Сокращение ресничной мышцы приводит к расслаблению ресничного пояска, ослаблению натяжения капсулы хрусталика, что ведет к увеличению кривизны последнего и усилению его преломляющей способности, составляющей основу механизма аккомодации.

Радужка – самый передний отдел сосудистой оболочки, имеет форму диска диаметром 10–12 мм, поставленного во фронтальной плоскости с отверстием – зрачком в центре. Величина зрачка изменяется, отчего в глаз может попадать большее или меньшее количество света. Зрачок у новорожденных узкий. В возрасте 6-8 лет зрачки широкие вследствие преобладания тонуса симпатических нервов, иннервирующих мышцы радужной оболочки. В 8–10 лет зрачок вновь становится узким и очень живо реагирует на свет. К 12–13 годам быстрота и интенсивность зрачковой реакции на свет такие же, как у взрослого.

Радужка состоит из соединительной ткани с сосудами, пигментных клеток, определяющих цвет глаз, и мышечных волокон, расположенных циркулярно и радиарно. Радиарно расположенные в толще радужки мышечные волокна мышцы, расширяющей зрачок, при сокращении увеличивают отверстие зрачка, а циркулярные волокна – сфинктер зрачка, сокращаясь,

уменьшает его. Ткань радужки содержит красящее вещество – меланин. В зависимости от количества этого пигмента цвет радужки колеблется от серого и голубого до коричневого, почти черного. Цветом радужки определяется цвет глаз. При отсутствии пигмента лучи света проникают в глаз не только через зрачок, но и через ткань радужки. У альбиносов глаза имеют красноватый оттенок. У них недостаток пигмента в радужке часто сочетается с недостаточной пигментацией кожи и волос. Зрение у таких людей понижено.

Внутренняя (чувствительная) оболочка глазного яблока, сетчатка, плотно прилежит к сосудистой оболочке на всем протяжении до края зрачка и имеет толщину 0,2–0,3 мм. В сетчатке выделяют заднюю зрительную часть и меньшую переднюю «слепую» часть, объединяющую ресничную часть и радужковую часть.

Зрительная часть сетчатки состоит из наружной ***пигментной части***, прилежащей к сосудистой оболочке, и внутренней ***нервной части***. Наружный слой сетчатки образован пигментным эпителием, содержащим пигмент фусцин. Этот пигмент поглощает свет, препятствуя его отражению и рассеиванию, что способствует четкости зрительного восприятия. Пигментные клетки принимают участие также в обмене веществ в фоторецепторах и в синтезе зрительного пигмента. В нервной части выделяют до 10 слоев нервных клеток. К важнейшим составным элементам внутренней части сетчатки относятся нейросенсорные клетки с отростками в форме колбочек и палочек, которые являются светочувствительными элементами глазного яблока. Именно в них кванты света трансформируются в нервные импульсы.

Фоторецепторы. Каждый фоторецептор – ***палочка*** или ***колбочка*** – состоит из чувствительного к действию света наружного сегмента, содержащего зрительный пигмент, и внутреннего сегмента, содержащего ядро и митохондрии, обеспечивающие энергетические процессы в фоторецепторной клетке. Наружный сегмент каждой палочки состоит из 400–800 тонких пластинок диаметром около 6 мкм. Каждая пластинка представляет собой двойную мембрану, состоящую из мономолекулярных слоев липидов, находящихся между слоями молекул белка. С молекулами белка связан ретиналь, входящий в состав зрительного пигмента родопсина. Наружный и внутренний сегменты фоторецепторной клетки разделены мембранами, через которые проходит пучок из 16-18 тонких фибрилл. Внутренний сегмент переходит в отросток, с помощью которого фоторецепторная клетка передает возбуждение через синапс на контактирующую с ней биполярную нервную клетку.

Колбочки воспринимают световые лучи при ярком (дневном) свете и одновременно являются рецепторами цвета. Это преимущественно рецепторы дневного света. Общее их количество в сетчатке человека равно 6–7 млн. Палочки функционируют при сумеречном освещении и отвечают за черно-белое зрение. Их общее число в сетчатке равно 120 млн. Палочки

и колбочки распределены в сетчатке неравномерно. Центральная ямка (желтоватого цвета пятно) сетчатки соответствует заднему полюсу глаза и является местом наилучшего видения за счет скопления здесь большого количества только колбочек (до 140000 колбочек на 1 мм^2). По направлению к периферии сетчатки число колбочек уменьшается, а количество палочек возрастает. У новорожденных детей палочки в сетчатки дифференцированы, число колбочек в желтом пятне начинает возрастать после рождения и к концу первого полугодия морфологическое развитие центральной части сетчатки заканчивается.

В заднем отделе сетчатки находится место выхода зрительного нерва – диск зрительного нерва диаметром 1,5–1,7 мм. В нем отсутствуют световоспринимающие клетки, поэтому область диска называется ***слепым пятном***. В центре диска имеется углубление, где выходят стволы центральных артерии и вены сетчатки.

Кнутри от слоя фоторецепторных клеток в сетчатке расположен слой ***биполярных нейронов***, к которым изнутри примыкает слой ***ганглиозных нервных клеток***. На 130 млн. фоторецепторных клеток приходится всего около 1 млн. 250 тыс. волокон зрительного нерва, являющихся отростками ганглиозных клеток. Следовательно, импульсы от многих фоторецепторов конвергируют к одной ганглиозной клетке. Один биполярный нейрон связан со многими палочками и несколькими колбочками, а одна ганглиозная клетка в свою очередь связана со многими биполярными клетками. Таким образом, каждая ганглиозная клетка суммирует возбуждение, возникающее в большом числе фоторецепторов. Лишь в районе центральной ямки каждая колбочка соединена с одной так называемой карликовой биполярной клеткой, с которой соединена также всего одна ганглиозная клетка.

Фоторецепторы, соединенные с одной ганглиозной клеткой, образуют рецептивное поле ганглиозной клетки. Рецептивные поля различных ганглиозных клеток частично перекрывают друг друга. Взаимодействие соседних нейронов сетчатки обеспечивается ***горизонтальными*** и ***амакриновыми клетками***, отростки которых соединяют по горизонтали биполярные и ганглиозные клетки. Амакриновые клетки осуществляют процесс горизонтального, или бокового торможения между соседними элементами.

Ядро глаза образуют задняя и передняя камеры, заполненные водянистой влагой, хрусталик и стекловидное тело. Водянистая влага передней и задней камер участвует в питании роговицы и поддерживает определенное давление внутри глаза. ***Передняя камера глазного яблока*** – это пространство между внутренней поверхностью склеры спереди и радужной оболочкой сзади. Через отверстие зрачка передняя камера сообщается с ***задней камерой глазного яблока***, ограниченной сзади передней поверхностью хрусталика, а спереди – радужкой.

Хрусталик находится позади камер глазного яблока и представляет собой двояковыпуклый диск диаметром 9-10 мм и толщиной 4 мм, стоящий

вертикально во фронтальной плоскости и обладающий светопреломляющей способностью. Удерживается волокнами цинновой связки в промежутке между зрачком и стекловидным телом. В нем различают переднюю и заднюю поверхности и экватор хрусталика – место схождения передней и задней поверхностей. Основу хрусталика составляют эпителиальные клетки и их производные – хрусталиковые волокна. Снаружи он покрыт прозрачной капсулой хрусталика. Внутренняя часть хрусталика значительно плотнее его периферической части. К капсуле хрусталика прикрепляется цинновая связка. Фиксирующий аппарат хрусталика, который окружает его экватор, состоит из радиально ориентированных волокон различной длины, разделенных щелевидными пространствами. При сокращении мышц ресничного тела сосудистая оболочка подтягивается, цинновая связка ослабевает и под действием упругого ядра хрусталик увеличивает свою кривизну, тем самым, усиливая преломление световых лучей. К старости упругие свойства ядра хрусталика заметно ослабевают, что приводит к возникновению дальнозоркости.

Стекловидное тело представляет собой прозрачное желеобразное вещество, покрытое мембраной. Состоит на 98% из воды со следами гликопротеинов и солей (хлорида натрия), а также рыхлой сети коллагеновых волокон, которые по периферии формируют стекловидную мембрану. Желеобразная консистенция стекловидного тела объясняется высоким содержанием гиалуроновой кислоты, обладающей защитными (антибактериальными) свойствами. Преломляющая способность стекловидного тела близка к показателям преломления водянистой влаги, заполняющей камеры глаза. Расположено стекловидное тело в стекловидной камере глазного яблока, позади хрусталика, и плотно прилежит к сетчатке. Стекловидное тело относится к светопроводящей системе глаза, сосудов и нервов не имеет, выполняет опорную и защитную функции.

Вспомогательные органы глаза. К вспомогательным органам глаза относятся мышцы глазного яблока, фасции глазницы, веки, брови, слезный аппарат.

Мышцы глазного яблока являются поперечнополосатыми. Выделяют четыре ***прямые*** (верхняя, нижняя, латеральная и медиальная) и две ***косые*** (верхняя и нижняя) ***мышцы***. При сокращении прямые мышцы вращают глазное яблоко вокруг двух взаимно пересекающихся осей: вертикальной и горизонтальной. Верхняя косая мышца при своем сокращении поворачивает глазное яблоко таким образом, что зрачок смотрит вниз и латерально. При сокращении нижней косой мышцы глаз устанавливается так, что зрачок смотрит вверх и латерально. Движения правого и левого глазных яблок согласованы благодаря содружественному действию глазодвигательных мышц.

Веки представляют собой выпукло-вогнутые пластинки, расположенные спереди от глазного яблока. Различают верхнее веко и нижнее веко, а в них – переднюю и заднюю поверхности и свободные края. Края век соединяются спайками, замыкающими углы глаза, причем латеральный угол

острый, медиальный – закругленный, ограничивающий углубление – ***слезное озеро***. Здесь имеется возвышение – ***слезное мясцо***. Кнаружи от слезного озера, на свободном крае века, имеется слезный сосочек с отверстием – это начало слезного канальца. Пространство между краями век называется глазничной щелью. Вдоль переднего края век располагаются ресницы – щетинистые волосы, растущие в 3–4 ряда, и сменяющиеся каждые 100–150 суток. В их основания, глубоко погруженные в соединительную ткань век, открываются мелкие видоизмененные сальные железы и апокринные ресничные железы. Основу века составляет тарсальная пластинка – своеобразный хрящ, образованный плотной грубоволокнистой соединительной тканью, который с наружной поверхности покрыт тонкой кожей с отдельными волосками, потовыми и сальными железами, погруженными в дерму без подлежащего слоя клетчатки, а с внутренней – конъюнктивой век, переходящей в конъюнктиву глазного яблока. ***Конъюнктива*** состоит из многослойного цилиндрического эпителия с бокаловидными железами и рыхлой соединительной ткани, в которой располагаются кровеносные сосуды и скопления лимфоцитов. Функция век заключается в уменьшении или прерывании светового потока, кроме того, веки защищают и очищают роговицу глаз от механических повреждений.

На границе лба и верхнего века находится ***бровь***, представляющая собой кожный валик, покрытый волосами. Выполняет защитную функцию.

Слезный аппарат состоит из слезной железы с выводными протоками и слезоотводящих путей. Слезная железа альвеолярно-трубчатого строения находится в одноименной ямке в латеральноверхнем углу глазницы, покрыта тонкой соединительнотканной капсулой. Секрет (слезы) имеет слабощелочную реакцию и содержит хлорид натрия, следы слизи, бактерицидный фермент лизоцим и иммуноглобулины. Выводные протоки железы в количестве 10-12 открываются в верхней свод конъюнктивы. Вырабатывает слезу, омывающую видимую часть глазного яблока и направляющуюся в слезное озеро, откуда берут начало слезоотводящие пути. Их образуют слезные канальцы, слезный мешок и носослезный проток.

2. Психофизическая характеристика света. Основные показания зрения

Свет – это электромагнитное излучение с различными длинами волн – от коротких (синяя область спектра) до длинных (красная область спектра). Способность видеть объекты связана с отражением света от их поверхности. Цвет зависит от того, какую часть спектра поглощает или отражает предмет. Главными характеристиками светового стимула являются его ***частота*** и ***интенсивность***. Частота (величина обратная длине волны) определяет окраску света, интенсивность – яркость. Диапазон интенсивностей, воспринимаемых глазом человека, огромен – порядка 10^{16}.

Для характеристики восприятия света важны три качества: тон, насыщенность и яркость. ***Тон*** соответствует цвету и меняется с изменением длины волны света. ***Насыщенность*** означает количество монохроматического света, добавление которого к белому свету обеспечивает получение ощущения, соответствующего длине волны добавленного монохроматического света, содержащего только одну частоту (или длину волны). ***Яркость*** света связана с его интенсивностью. Вместе с тем воспринимаемая человеком яркость объекта зависит также и от окружающего его фона. Так, если фигура (зрительный стимул) и фон освещены одинаково, т. е. между ними нет контраста, яркость фигур возрастает с увеличением физической интенсивности освещения. Если контраст между фигурой и фоном увеличивается, яркость воспринимаемой фигуры уменьшается с увеличением освещенности.

Возможность оценки длины световой волны, проявляющаяся в способности к цветоощущению, играет существенную роль в жизни человека, оказывая влияние на эмоциональную сферу и деятельность различных систем организма. Красный цвет вызывает ощущение тепла, действует возбуждающе на психику, усиливает эмоции, но быстро утомляет, приводит к напряжению мышц, повышению артериального давления, учащению дыхания. Оранжевый цвет вызывает чувство веселья и благополучия, способствует пищеварению. Желтый цвет создает хорошее, приподнятое настроение, стимулирует зрение и нервную систему. Зеленый цвет действует успокаивающе, полезен при бессоннице, переутомлении, понижает артериальное давление, общий тонус организма. Голубой цвет вызывает ощущение прохлады и действует на нервную систему успокаивающе, причем сильнее зеленого, больше, чем зеленый цвет, понижает артериальное давление и тонус мышц. Фиолетовый цвет расслабляет психику.

Основные показания зрения

Зрение характеризуют следующие показатели:

- диапазон воспринимаемых частот или длин волн света;
- диапазон интенсивностей световых волн от порога восприятия до болевого порога;
- острота зрения;
- время суммации и критическая частота мельканий;
- порог чувствительности и адаптации;
- способность к восприятию цветов;
- стереоскопия.

3. Оптический аппарат глаза

Аккомодация – это рефлекторный механизм, с помощью которого лучи света, исходящие от объекта, фокусируются на сетчатке. Он включает два процесса: рефлекторное изменение диаметра зрачка и рефракция света.

Рефлекторное изменение диаметра зрачка. При ярком свете кольцевая мускулатура радужки сокращается, а радиальная расслабляется;

в результате происходит сужение зрачка и количество света, попадающего на сетчатку, уменьшается, что предотвращает ее повреждение. При слабом свете, наоборот, радиальная мускулатура сокращается, а кольцевая расслабляется. Дополнительное преимущество, доставляемое сужением зрачка, состоит в том, что увеличивается глубина резкости, и поэтому различия в расстоянии от объекта до глаза меньше сказываются на изображении.

Преломление (рефракция) света. От объекта, удаленного на расстояние больше 6 м, в глаз поступают практически параллельные лучи света, тогда как лучи, идущие от более близких предметов, заметно расходятся. В обоих случаях для того, чтобы свет сфокусировался на сетчатке, он должен быть преломлен, т.е. его путь изогнут, и для близких предметов преломление должно быть более сильным. Нормальный глаз способен точно фокусировать свет от объектов, находящихся на расстоянии от 25 см до бесконечности. Преломление света происходит при переходе его из одной среды в другую, имеющую иной коэффициент преломления, в частности на границе воздух – роговица и у поверхностей хрусталика. Форма роговицы не может изменяться, поэтому рефракция здесь зависит только от угла падения света на роговицу, который в свою очередь зависит от удаленности предмета. В роговице происходит наиболее сильное преломление света, а функция хрусталика состоит в окончательной «наводке на фокус». Форма хрусталика регулируется цилиарной мышцей: от степени ее сокращения зависит натяжение связки, поддерживающей хрусталик. Последняя воздействует на эластичный хрусталик и изменяет его форму (кривизну поверхности), а тем самым и степень преломления света. При увеличении кривизны хрусталика становится более выпуклым и сильнее преломляет свет.

Таким образом, глаз способен приспосабливаться к четкому видению предметов, находящихся от него на различных расстояниях. Эту способность глаза называют ***аккомодацией***. Аккомодация осуществляется путем изменения кривизны хрусталика. Так, при рассмотрении близких предметов хрусталик делается более выпуклым, благодаря чему лучи от предметов сходятся на сетчатке, а при рассмотрении предметов, находящихся на далеком расстоянии кривизна хрусталика уменьшается. При приближении предмета к глазу происходит сокращение ресничной мышцы, связка расслабляется. Это прекращает сдавливание и растягивание хрусталика. Вследствие эластичности хрусталик становится более выпуклым и его преломляющая сила увеличивается. При смотрении вдаль радиус кривизны передней поверхности хрусталика 10 мм, а при наибольшем напряжении аккомодации, т.е. при четком видении максимально приближенного к глазу предмета, радиус кривизны хрусталика составляет 5,3 мм.

Отчетливо выраженное сокращение ресничной мышцы начинается на расстоянии предмета от глаза 10 м и даже 5 м. Если предмет продолжает приближаться к глазу, аккомодация все более усиливается и, наконец, отчетливое видение предмета становится невозможным. Наименьшее

расстояние от глаза, на котором предмет еще отчетливо виден, называется ***ближайшей точкой ясного видения***.

При нормальной рефракции глаза лучи от далеко расположенных предметов после прохождения через светопреломляющую систему глаза собираются в фокусе на сетчатке в центральной ямке. Нормальная рефракция глаза носит название эмметропии, а такой глаз называют эмметропическим.

На сетчатке изображение получается перевернутым, но это не мешает правильному восприятию, так как все дело не в пространственном положении изображения на сетчатке, а в интерпретации его мозгом. Ребенок в первые месяцы после рождения путает верх и низ предмета.

С возрастом аккомодация изменяется. В 10 лет ближайшая точка ясного видения находится на расстоянии менее 7 см от глаза, в 20 лет – 8,3 см, в 30 лет – 11 см, в 40 лет – 17 см, в 50 лет – 50 см, в 60–70 лет она приближается к 80 см.

4. Механизм фоторецепции

Палочки содержат светочувствительный пигмент ***родопсин***, находящийся на наружной поверхности мембранных дисков. Родопсин, или ***зрительный пурпур***, представляет собой сложную молекулу, образующуюся в результате обратимого связывания липопротеина ***скотопсина*** с небольшой молекулой поглощающего свет каротиноида – ***ретиналя***. Последний представляет собой альдегидную форму витамина А и может существовать (в зависимости от освещения) в виде двух изомеров.

Установлено, что при воздействии света на родопсин один фотон способен вызывать изомеризацию. Ретиналь играет роль простетической группы, и полагают, что он занимает определенный участок на поверхности молекулы скотопсина и блокирует реактивные группы, участвующие в генерации электрической активности в палочках. Точный механизм фоторецепции пока неизвестен, но предполагается, что он включает два процесса. Первый из них – это превращение 11-цис-ретиналя в полностью-транс-ретиналь под действием света, а второй – расщепление родопсина через ряд промежуточных продуктов на ретиналь и скотопсин (процесс, называемый ***выцветанием***):

Родопсин $\xrightarrow{\text{Выцветание}}$ Ретиналь+Скотопсин

После прекращения воздействия света родопсин тотчас же ресинтезируется. Вначале полностью-транс-ретиналь при участии фермента ретинальизомеразы превращается в 11-цис-ретиналь, а затем последний соединяется со скотопсином. Этот процесс лежит в основе темновой адаптации. В полной темноте требуется около 30 мин, чтобы все палочки адаптировались и глаза приобрели максимальную чувствительность. Однако во время этого процесса проницаемость мембраны наружного сегмента для натрия уменьшается, в то время как внутренний сегмент продолжает откачивать

ионы натрия наружу, и в результате внутри палочки возрастает отрицательный потенциал, т.е. происходит гиперполяризация. Это прямо противоположно тому, что обычно наблюдается в других рецепторных клетках, где раздражение вызывает деполяризацию, а не гиперполяризацию. Гиперполяризация замедляет высвобождение из палочек возбуждающего медиатора, который в темноте выделяется в наибольшем количестве. Биполярные клетки, связанные через синапсы с палочками, тоже отвечают гиперполяризацией, но в ганглиозных клетках, аксоны которых образуют зрительный нерв, в ответ на сигнал от биполярной клетки возникает распространяющий потенциал действия.

Поглощение света родопсином и его расщепление различны в зависимости от длины волны действующих на него световых лучей. Родопсин в наибольшей степени поглощает световые лучи с длиной волны около 500 нм, т.е. в сине-зеленой части спектра. Эти лучи в темноте кажутся наиболее яркими.

Колбочки содержат пигмент йодопсин, а также пигменты хлоролаб (поглощает лучи, соответствующие зеленой части спектра) и эритролаб (поглощает лучи, соответствующие красной части спектра). Структура йодопсина близка к родопсину. Йодопсин в наибольшей степени поглощает желтый свет с длиной волны около 560 нм.

5. Психофизиологические характеристики зрения

В видимой части спектра человеческий глаз поглощает свет всех длин волны, воспринимая их в виде шести цветов, каждый из которых соответствует определенному участку спектра (табл. 4).

На длинноволновом краю видимого спектра находятся лучи красного цвета, на коротковолновом – фиолетового. Остальные цвета спектра (оранжевый, желтый, зеленый, синий) имеют промежуточные значения длины волны. Смешение лучей всех спектральных цветов дает белый цвет. Белый цвет может быть получен и при смешении двух так называемых парных дополнительных цветов: красного и синего, желтого и синего. Если произвести смешение цветов, взятых из разных пар, то можно получить промежуточные цвета. В результате смешения трех основных цветов спектра – красного, зеленого и синего – могут быть получены любые цвета.

Таблица 4 – Цвета видимого спектра и приблизительно соответствующие им длины волн

Цвет	Длина волны, нм
Красный	Более 620
Оранжевый	590–620
Желтый	570–590
Зеленый	500–570
Синий	440–500
Фиолетовый	Менее 440

Теории цветоощущения. Существует ряд теорий цветоощущения, но наибольшим признанием пользуется ***трехкомпонентная теория***. Она утверждает существование в сетчатке трех разных типов цветовоспринимающих фоторецепторов – колбочек.

О существовании трехкомпонентного механизма восприятия цветов говорил еще М.В. Ломоносов. В дальнейшем эта теория была сформулирована в 1801 г. Т. Юнгом и затем развита Г. Гельмгольцем. Согласно этой теории, в колбочках находятся различные светочувствительные вещества. Одни колбочки содержат вещество, чувствительное к красному цвету, другие – зеленому, третьи – к фиолетовому. Всякий цвет оказывает действие на все три цветоощущающих элемента, но в разной степени. Эти возбуждения суммируются зрительными нейронами и, дойдя до коры, дают ощущение того или иного цвета.

Согласно другой теории, предложенной Э. Герингом, в колбочках сетчатки существуют три гипотетических светочувствительных вещества: бело-черное, красно-зеленое, желто-синее. Распад этих веществ под влиянием света приводит к ощущению белого, красного или желтого цвета. Другие световые лучи вызывают синтез этих гипотетических веществ, вследствие чего появляется ощущение черного, зеленого и синего цвета.

Наиболее веские подтверждения в электрофизиологических исследованиях получила трехкомпонентная теория цветового зрения. На действие цветового раздражителя одиночные ганглиозные клетки сетчатки отвечают по-разному. В одних клетках возникает электрический потенциал на действие всех цветов спектра (***доминаторы***). В других клетках электрические потенциалы возникают при действии волн определенной длины (от 400 до 600 нм). Эти клетки были названы ***модуляторами***.

Согласно представлениям Р. Гранита, три компонента цветовосприятия, предполагавшиеся Т. Юнгом и Г. Гельмгольцем, получаются в результате усреднения кривых спектральной чувствительности модуляторов, которые могут быть сгруппированы соответственно трем основным частям спектра: сине-фиолетовой, зеленой и оранжевой. Близка по содержанию этой теории и ***полихроматическая теория*** Хартриджа. Обнаруженные в колбочках специальные цветочувствительные вещества, получившие название эритролабов (красно-чувствительных), хлоралабов (зелено-чувствительных) и цианолабов (сине-чувствительных), могут служить подтверждением теории о полихроматическом восприятии цвета. Полихроматическая теория удовлетворительно объясняет случаи дальтонизма.

Последовательные цветовые образы. Если долго смотреть на окрашенный предмет, а затем перевести взор на белую бумагу, то тот же предмет виден окрашенным в дополнительный цвет.

Согласно трехкомпонентной теории, при длительном действии лучей определенной длины волны (определенного цвета) в колбочках, которые их воспринимают, происходит расщепление соответствующего

светочувствительного вещества. Поэтому, когда после этого на глаз действует белый свет, входящие в его состав лучи той длины, которые ранее действовали на глаз, соответствующими колбочками воспринимаются хуже. В итоге возникает ощущение дополнительного цвета (из белого цвета вычитается тот, который действовал на глаз до этого).

Световая чувствительность

Абсолютная чувствительность зрения. Для того чтобы возникло зрительное ощущение, источник света должен обладать некоторой определенной энергией. Величина пороговой энергии при наиболее благоприятных обстоятельствах крайне мала, составляя $1 \cdot 10^{-17}$-$1 \cdot 10^{-18}$ вт ($1 \cdot 10^{-10}$-$1 \cdot 10^{-11}$ эрг/с). Следовательно, ***порог световой чувствительности*** – это наименьшая интенсивность света, которую человек способен увидеть.

Минимальное число квантов света, необходимое для возникновения возбуждения в глазу, находящемся в темноте, колеблется от 8 до 47. Исходя из того, что при освещении сетчатки свет практически действует не на один, а на группу рецепторов, считают, что одна палочка может быть возбуждена всего 1 квантом света. Таким образом, чувствительность рецепторов сетчатки при наиболее благоприятных условиях световосприятия (при максимальной адаптации глаза к темноте) равна физически предельной чувствительности. В реальных условиях на величину порога световой чувствительности существенно влияет процесс адаптации.

Адаптация. Одиночные палочки и колбочки сетчатки различаются по световой чувствительности незначительно. Однако число фоторецепторов, посылающих сигналы на одну ганглиозную клетку, в центре и на периферии сетчатки различно. Число колбочек в центральном рецептивном поле примерно в 100 раз меньше количества палочек в периферическом поле. Соответственно и чувствительность палочковой системы на 2 порядка выше колбочковой системы.

При переходе от темноты к свету наступает временное ослепление. Постепенно чувствительность глаза снижается. Это приспособление зрительной системы к условиям яркой освещенности называется ***световой адаптацией***, которая завершается за 15-60 с. Обратное явление наблюдается, когда из светлого помещения, в котором чувствительность сетчатки глаза к свету сильно понижена, человек переходит в темное помещение. В первое время он вследствие пониженной возбудимости фоторецепторов и зрительных нейронов ничего не видит. Постепенно начинают выявляться контуры предметов, а затем различаться и их детали, так как чувствительность фоторецепторов и зрительных нейронов в темноте постепенно повышается. Это повышение чувствительности зрения, обеспечивающее приспособление его к условиям малой освещенности, называют ***темновой адаптацией***, продолжительность которой составляет 30 мин.

Повышение световой чувствительности во время пребывания в темноте происходит неравномерно. В первые 10 мин чувствительность глаза

увеличивается в 50–80 раз, а затем в течение часа – во много десятков тысяч раз. Важную роль в этом процессе играет восстановление зрительных пигментов. Йодопсин колбочек в темноте восстанавливается быстрее родопсина палочек, поэтому в первые минуты пребывания в темноте адаптация зависит от процессов, протекающих в колбочках. Этот первый период адаптации не вызывает больших изменений чувствительности глаза в целом, так как абсолютная чувствительность колбочкового аппарата невелика. Следующий период адаптации связан с восстановлением родопсина. Этот период протекает медленно и завершается только к концу первого часа пребывания в темноте. Восстановление родопсина сопровождается резким повышением чувствительности палочек сетчатки к свету. После длительного пребывания в темноте она становится в 100000–200000 раз больше, чем была в условиях яркого освещения. Так как при длительном пребывании в темноте максимально чувствительными становятся палочки, то слабо освещенные предметы видны лишь тогда, когда их изображения падают на периферические части сетчатки. Если же смотреть на тусклое изображение прямо, оно становится невидимым. Явления адаптации зависят от расщепления и ресинтеза фоточувствительных пигментов и от процессов, происходящих в нервных элементах сетчатки.

Кроме световой есть еще ***цветовая адаптация***, т.е. падение возбудимости глаза при действии лучей, вызывающих цветовые ощущения. Чем интенсивнее цвет, тем быстрее падает возбудимость глаза. Наиболее быстро и резко понижается возбудимость при действии сине-фиолетового раздражителя, медленнее и меньше всего – зеленого.

Контрастная чувствительность. Взаимное торможение зрительных нейронов лежит в основе яркостного светового контраста. Примером его может служить то, что серая полоска бумаги, лежащая на светлом фоне, кажется темнее такой же полоски бумаги, лежащей на темном фоне. Светлый фон возбуждает большую часть нейронов сетчатки, а их возбуждение оказывает тормозящее влияние на клетки, возбуждаемые сигналами от рецепторов, на которые проецируется бумажная полоска. Поэтому последняя, находясь на ярко освещенном фоне, вызывает более слабое возбуждение и кажется темной.

Наиболее сильное тормозное взаимодействие обнаруживается между близко расположенными зрительными нейронами. Оно лежит в основе так называемого локального контраста. В результате этого взаимодействия усиливаются перепады воспринимаемой яркости на границах двух поверхностей разной освещенности. В основе этого эффекта, называемого также подчеркиванием контуров, лежит латеральное торможение между соседними возбужденными элементами, осуществляемое с помощью тормозных интернейронов.

Слишком яркий свет вызывает неприятное ощущение ослепления. Верхняя слепящая граница яркости зависит от предварительной темновой

адаптации глаза: чем больше глаз адаптировался к темноте, тем меньшая яркость света будет вызывать ослепление. Именно поэтому водителей автомобилей сильно ослепляют фары встречных машин на ночной дороге. Если в поле зрения, кроме рассматриваемых предметов, попадают объекты большой яркости, то они могут ухудшить различение сигналов в значительной части сетчатки. Именно поэтому недопустимо пользоваться открытыми источниками света. При тонких зрительных работах пользуются рассеянным светом, не ослепляющим глаз.

Если перед глазами находится какая-нибудь освещенная поверхность, а на ней дано некоторое добавочное освещение, то человек заметит разницу в освещенности только при определенном соотношении этих величин – дифференциальный порог световой чувствительности, который равен примерно 0,01–0,015. Это означает, что для восприятия разницы в освещенности двух поверхностей одна из них должна быть освещена больше другой на 1–1,5%.

6. Восприятие пространства

Острота зрения. ***Остротой зрения*** называется его максимальная способность различать отдельные объекты. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз различает, т.е. видит отдельно, а не слитно. Нормальный глаз различает предмет под углом в 1 мин. Острота зрения такого глаза принимается за единицу. Наибольшей остроты глаз достигает при ширине зрачка около 3 мм. Острота зрения зависит и от величины рефракции, а также от степени совпадения изображения предмета с центральной ямкой. Центральная ямка обеспечивает наиболее высокую остроту зрения (***центральное зрение***). К периферии от нее острота зрения много ниже. Острота зрения зависит от общей освещенности окружающих предметов. При дневном свете она максимальна, в сумерках и в темноте острота зрения падает. Острота определяется с помощью специальных таблиц из букв и колец и измеряется величиной I/a, где a – угол, соответствующий минимальному расстоянию между двумя соседними точками разрыва в кольце. Крупные объекты в целом и окружающее пространство воспринимаются в основном за счет периферического зрения, обеспечивающего большое поле зрения.

Острота зрения у детей с нормальной рефракцией увеличивается с возрастом. Так, в 4–5 лет она в среднем равна 0,80%, в 5–6 лет – 0,86%, в 7–8 лет – 0,91%. В возрасте от 10 до 15 лет острота зрения повышается от 0,98 до 1,15.

Поле зрения. Если фиксировать взглядом какой-либо предмет, его изображение падает на желтое пятно, в этом случае мы видим предмет центральным зрением. Предметы, изображения которых падают на остальные места сетчатки, видимы ***периферическим зрением***. Пространство, различимое глазом при фиксации взгляда в одной точке, называется ***полем зрения***. Измерение границы поля зрения производят прибором, называемым периметром.

Границы поля зрения для бесцветных предметов составляют книзу 70°, кверху – 60°, внутрь – 60° и кнаружи – 90°. Поля зрения обоих глаз у человека отчасти совпадают, что имеет большое значение при восприятии глубины пространства. Абсолютные значения границ у разных людей могут существенно варьировать.

Поля зрения для различных цветов неодинаковы, больше всего поле зрения для бесцветных предметов. Для синего и желтого цветов оно значительно меньше, для красного – еще меньше, а для зеленого простирается наружу только на 40°.

Оценка расстояния. Восприятие глубины пространства и оценка расстояния до объекта возможны как при зрении одним глазом (монокулярное зрение), так и двумя глазами (бинокулярное зрение). Во втором случае оценка расстояния гораздо точнее. Некоторое значение в оценке близких расстояний при монокулярном зрении имеет явление аккомодации. Для оценки расстояния имеет значение также то, что образ предмета на сетчатке будет тем больше, чем он ближе.

Оценка величины предмета. Величина предмета оценивается как функция двух переменных: величины изображения на сетчатке и расстояния предмета от глаз. Если расстояние до незнакомого предмета вследствие недостаточной его рельефности оценить трудно, то возможны грубые ошибки в определении величины предмета.

Бинокулярное зрение и стереоскопическое зрение. Важным фактором, обеспечивающим восприятие пространства, является ***бинокулярное зрение*** – зрение двумя глазами. Оно позволяет ощущать рельефные изображения предметов, видеть глубину и определять расстояние предмета от глаза при рассматривании предметов левым и правым глазом.

При взгляде на какой-либо предмет у человека не возникает ощущения двух предметов, хотя и имеется два изображения на двух сетчатках. При зрении обоими глазами изображения всех предметов попадают на соответственные, или идентичные, участки сетчаток и в восприятии человека эти два изображения сливаются в одно. Если же смотреть на близкий предмет, конвергируя глаза, то изображения более отдаленной точки попадают на неидентичные точки, которые иначе называются диспаратными, поэтому изображение будет представляться раздвоенным. Диспарация играет большую роль в оценке расстояния.

Следовательно, бинокулярное зрение имеет место в том случае, когда зрительные поля обоих глаз перекрываются таким образом, что их центральные ямки фиксируются на одном и том же объекте. Бинокулярное зрение имеет ряд преимуществ по сравнению с использованием одного глаза, в том числе расширяет поле зрения и дает возможность компенсировать повреждения одного глаза за счет другого. Кроме того, бинокулярное зрение снимает эффект слепого пятна и лежит в основе стереоскопического зрения.

Стереоскопическое зрение обусловлено тем, что на сетчатках двух глаз одновременно возникают слегка различающиеся изображения, которые мозг воспринимает как один образ. Чем больше глаза направлены вперед, тем больше стереоскопическое поле зрения. У человека, например, общее поле зрения охватывает 180°, а стереоскопическое – 140°. Для хорошего стереоскопического зрения необходимы глаза, направленные вперед, с центральными ямками, лежащими посередине их полей, что обеспечивает большую остроту зрения. В этом случае стереоскопическое зрение позволяет получать более точное представление о размерах и форме предмета, а также о расстоянии, на котором он находится.

Глубинное зрение совершенствуется с возрастом. Исследование остроты глубинного зрения в возрастном диапазоне от 6 до 17 лет показало наиболее интенсивный ее рост к 9 годам. В 16-17 лет этот показатель такой же, как у взрослого. Способность к стереоскопическому восприятию двойных изображений, формируясь постепенно, достигает максимальных значений в юношеском возрасте. Начиная с 40 лет, область стереоскопического восприятия несколько уменьшается.

Лекция 12
СЛУХОВАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

1. Периферический отдел слухового анализатора.
2. Проводниковый и центральный отделы слухового анализатора.
3. Психофизическая характеристика слуха.
4. Звукопроводящая и звуковоспринимающая функции слухового аппарата.
5. Основные этапы развития слуховой функции у детей.

Слуховая система (слуховой анализатор) представляет собой совокупность механических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих звуковые колебания.

У человека зачаток слухового органа образуется на четвертой неделе развития зародыша в виде двух симметричных углублений эктодермы. Эти углубления постепенно становятся шарообразными и отделяются от наружной поверхности, превращаясь в слуховые пузырьки. В дальнейшем происходит дифференциация верхнего и нижнего отделов пузырьков: из верхнего отдела образуются зачатки полукружных каналов, а из нижнего – зачаток канала улитки. Параллельно с развитием внутреннего уха (лабиринта) происходит развитие зачатков среднего и наружного уха. В то время как внутреннее ухо образуется из наружного зародышевого листка (эктодерма), среднее и наружное ухо развиваются из 1-й жаберной щели и ограничивающих ее 1-й и 2-й жаберных дуг.

1. Периферический отдел слухового анализатора

Орган слуха (рис. 1) у человека имеет сложное строение и выполняет две функции: восприятия колебаний звуковых волн и ориентировки положения тела в пространстве. Орган слуха разделяют на три части, анатомически и функционально связанные между собой: наружное, среднее и внутреннее ухо. Наружное и среднее ухо проводит звуковые колебания к внутреннему уху и, таким образом, эти две части органа являются звукопроводящим аппаратом. Внутренне ухо, в котором различают костный и перепончатый лабиринты, образует собственно орган слуха и орган равновесия.

Наружное ухо включает ушную раковину, наружный слуховой проход и барабанную перепонку, которые служат для улавливания и проведения звуковых колебаний.

Ушная раковина состоит в основном из эластического хряща сложной конфигурации, покрыта кожей. Хрящ отсутствует в нижней части, называемой мочкой. Свободный край раковины завернут, и называется завитком. На внутренней поверхности ушной раковины параллельно завитку расположен противозавиток. Наружное слуховое отверстие ограничено спереди козелком, сзади – противокозелком. Между козелком спереди и нижней частью противозавитка сзади находится углубление – полость раковины, продолжающаяся в наружный слуховой проход. Размеры и форма ушной раковины индивидуальны. Ушная раковина устроена таким образом, что максимально концентрирует звуковые колебания и направляет их в наружное слуховое отверстие.

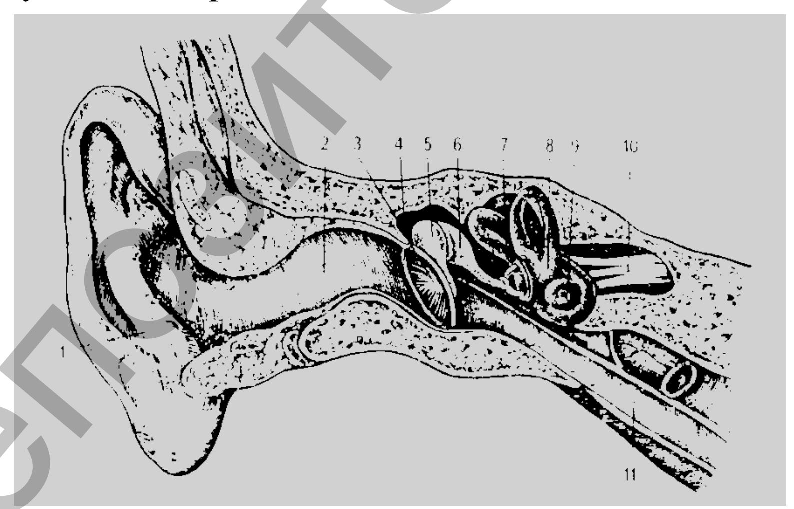


Рис. 1 – Орган слуха.
1 – наружное ухо, 2 – наружный слуховой проход, 3 – барабанная перепонка, 4 – барабанная полость, 5 – молоточек, 6 – наковальня, 7 – стремя, 8 – преддверие, 9 – улитка, 10 – преддверноулитковый нерв, 11 – слуховая труба.

Наружный слуховой проход представляет собой S-образную трубку, открывающуюся снаружи наружным слуховым отверстием и слепо заканчивающуюся в глубине. Отделяется от полости среднего уха барабанной

перепонкой. Длина слухового прохода 36 мм, диаметр достигает в широкой части 9 мм, в узкой – 6 мм. Треть его длины занимает хрящевая часть – хрящевой наружный слуховой проход, являющийся продолжением хряща ушной раковины, остальные две трети – костная часть. Изнутри слуховой проход выстлан кожей, переходящей на барабанную перепонку. В коже хрящевой части находятся сальные железы, а также железы, секретирующие ушную серу. У маленьких детей наружный слуховой проход короче, чем у старших детей и взрослых, вследствие того, что костная его часть еще не успела развиться, и представлена лишь костным кольцом, в котором укреплена барабанная перепонка. Просвет наружного слухового прохода у новорожденный и маленьких детей представляется щелевидным. По мере роста ребенка просвет слухового прохода из щелевидного постепенно становится овальным.

Барабанная перепонка – тонкая полупрозрачная овальная пластинка (ее толщина около 0,1 мм), отделяющая наружный слуховой проход от барабанной полости. Располагается косо, образуя с нижней стенкой слухового прохода острый угол. Величина барабанной перепонки с возрастом изменяется очень незначительно: у новорожденного она имеет почти те же размеры, что и у взрослого. Положение барабанной перепонки по мере развития ребенка подвергается заметным изменениям. У ребенка в возрасте до двух месяцев она расположена почти горизонтально, являясь как бы продолжением верхней стенки наружного слухового прохода и образуя с горизонтальной плоскостью угол всего лишь в 10–20°. У детей старшего возраста угол наклона к горизонтали достигает 40–45°.

В барабанной перепонке выделяют две части: большую нижнюю – натянутую часть, и меньшую верхнюю ненатянутую часть. Состоит из соединительной ткани, покрытой снаружи кожей, а изнутри – слизистой оболочкой. В ненатянутой части кожа непосредственно прилежит к слизистой оболочке.

Среднее ухо включает барабанную полость и слуховую (евстахиеву) трубу и относится к звукопроводящему аппарату.

Барабанная полость представляет собой кубовидную полость, расположенную в толще пирамиды височной кости, объем ее в среднем равен 1 см^3. Она сообщается с полостями сосцевидного отростка височной кости и глоткой.

В барабанной полости находятся три слуховые косточки: молоточек, наковальня, и стремя, а также связки и мышцы. ***Молоточек*** имеет округлой формы головку, которая переходит в длинную рукоятку молоточка с двумя, латеральным и передним, отростками. ***Наковальня*** состоит из тела с суставной ямкой для сочленения с головкой молоточка и двух ножек: короткой и длинной, с утолщением на конце – чечевицеобразным отростком для соединения с головкой стремени. ***Стремя*** имеет головку и две ножки: переднюю и заднюю, соединенные при помощи основания стремени, вставленного в

окно преддверия. Все косточки соединены между собой посредством суставов и покрыты слизистой оболочкой. Система слуховых косточек обеспечивает увеличение давления звуковой волны при передаче с барабанной перепонки на перепонку овального окна примерно в 30–40 раз.

В барабанной полости имеется две мышцы, регулирующие натяжение барабанной перепонки: ***мышца, напрягающая барабанную перепонку,*** идет от одноименного канала к рукоятке молоточка, и ***стременная мышца***, направляющаяся от задней стенки к основанию стремени. При своем сокращении стременная мышца уменьшает давление основания стремени на окно преддверия и через цепочку слуховых косточек на барабанную перепонку.

Барабанная полость, ячейки сосцевидного отростка заполнены воздухом.

Слуховая (евстахиева) труба длиной около 4 см и шириной около 2 см, состоит из хрящевой и костной частей. Хрящевая часть слуховой трубы начинается глоточным отверстием на боковой стенке носоглотки, направляется кзади и латерально. В месте перехода в костную часть суживается, образуя перешеек. Костная часть, меньшая, лежит в одноименном полуканале пирамиды височной кости и открывается в барабанную полость на сонной стенке барабанным отверстием слуховой трубы. Слуховая труба выстлана однослойным реснитчатым эпителием и служит для поступления воздуха из глотки в барабанную полость с целью поддержания в ней давления, одинакового с внешним. Проход воздуха в барабанную полость происходит во время акта глотания и зевания, когда открывается просвет трубы и давление в глотке и барабанной полости выравнивается.

У маленьких детей евстахиева труба короче и просвет ее шире, чем у детей старшего возраста и у взрослых.

Внутреннее ухо расположено в толще пирамиды височной кости и отделено от барабанной полости ее медиальной лабиринтной стенкой. Внутреннее ухо включает в себя костный лабиринт и вставленный в него перепончатый лабиринт. Пространство между перепончатым и костным лабиринтами заполнено жидкостью – перилимфой, а перепончатый лабиринт также наполнен жидкостью – эндолимфой.

Костный лабиринт – система полостей в пирамиде височной кости между барабанной полостью и внутренним слуховым проходом. В костном лабиринте выделяют преддверие, улитку и полукружные каналы.

Преддверие – это полость неправильной формы, на латеральной стенке которой имеются отверстия – окно преддверия, закрытое основанием стремени, и окно улитки, в котором располагается вторичная барабанная перепонка. На задней стенке расположено пять небольших отверстий полукружных каналов, на передней – отверстие, ведущее в канал улитки. На медиальной стенке имеется гребень, разделяющий полость преддверия на два углубления – переднее сферическое и заднее эллиптическое. Через отверстия на задней стенке полость преддверия, в частности эллиптическое углубление, сообщается с костными полукружными каналами, а через

отверстие на передней стенке сферическое углубление преддверия сообщается с костным спиральным каналом улитки. ***Полукружных каналов*** три: верхний, задний и наружный. Они располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Преддверие и полукружные каналы образуют вестибулярный аппарат.

Улитка лежит кпереди от преддверия, являясь передней частью костного лабиринта. Она образована костным спиральным каналом улитки, совершающим 2,5 оборота вокруг оси улитки. Более широкая часть – основание улитки обращено медиально, в сторону внутреннего слухового прохода, суженная верхняя часть – купол улитки направлен латерально в сторону барабанной полости. Ось улитки лежит горизонтально и называется костным стержнем. Вокруг него обвивается костная спиральная пластинка, не полностью перегораживающая спиральный канал, а в области купола при помощи крючка спиральной пластинки ограничивающая овальной формы отверстие улитки. В основании этой пластинки находится спиральный канал стержня, где лежит нервный улитковый узел.

По всей своей длине костный канал улитки (длина его около 22 мм) разделен на два этажа, называемых лестницами. Границей между ними служит спиральный костный гребень и отходящая от края этого гребня эластичная перепонка – основная мембрана. Верхний этаж носит название преддверной лестницы (которая ведет в преддверие), а оно сообщается с барабанной полостью через овальное окно. Нижний этаж – барабанная лестница, которая сообщается непосредственно с барабанной полостью через круглое окно. На вершине улитки обе эти лестницы соединяются, и в них имеется отверстие – геликотрема. Преддверная лестница разделена посредством тонкой перепончатой перегородки, так называемой рейснеровой мембраны, на два канала: собственно преддверную лестницу и перепончатый канал улитки, или улитковый ход. Улитковый ход наполнен эндолимфой, преддверная и барабанная лестницы – перилимфой.

Улитковый ход (улитковый проток) начинается слепо в преддверии и продолжается внутрь спирального канала улитки, занимая его среднюю часть. Различают три стенки улиткового протока: наружная стенка срастается с надкостницей наружной стенки спирального канала; барабанная стенка протока является продолжением костной спиральной пластинки и отделяет улитковый проток от барабанной лестницы; преддверная стенка представлена мембраной, идущей от спиральной пластинки косо вверх, к наружной стенке улиткового протока.

На нижней стенке улиткового протока располагается ***спиральный (кортиев) орган***, состоящий из базилярной пластинки, рецепторных сенсорно-эпителиальных (волосковых) клеток и разнообразных опорных клеток.

Базилярная пластинка образована пучками коллагеновых микрофибрилл, представляющих собой примерно 20000 слуховых струн, натянутых от спиральной связки до спиральной костной пластинки – выроста

центрального костного стержня. Струны в зависимости от положения в улитке имеют разную длину (0,04–0,5 мм) и реагируют на колебания различной частоты (от 16 до 20000 Гц), причем реакция на высокочастотные колебания максимальна у основания улитки, а на низкочастотные – у ее верхушки.

Сенсорно-эпителиальные клетки подразделяются на два типа: наружные и внутренние волосковые клетки. Внутренние волосковые клетки грушевидной формы, располагаются в один ряд и имеют на апикальной поверхности 50–70 стереоцилий, расположенных линейно. Общее их количество 3500. Наружные волосковые клетки призматической формы, располагаются в 3–5 рядов и имеют на апикальной поверхности расположенные в 3–4 ряда 100–300 стереоцилий, концы которых погружены в желеобразную покровную мембрану. Последняя нависает над всем спиральным органом.

Среди поддерживающих клеток выделяют пять типов: клетки-столбы, внутренние и наружные фаланговые клетки, внутренние и наружные пограничные клетки, наружные поддерживающие клетки и клетки Беттхера, выполняющие функции всасывания и секреции.

2. Проводниковый и центральный отделы слухового анализатора

Периферический отдел слухового анализатора соединяется с центральным проводящими нервными путями.

К кортиеву органу подходят нервные волокна из спирального нервного узла, расположенного в основании спирального костного гребня улитки. Этот узел состоит из биполярных нервных клеток. Один из этих отростков направляется к кортиеву органу и подходит к небольшой группе волосковых клеток, а другой – входит в состав слухового нерва. Слуховой нерв выходит из внутреннего уха через внутренний слуховой проход в полость черепа и проникает в основание мозга. Отсюда волокна слухового нерва направляются к слуховым ядрам (кохлеарные ядра) продолговатого мозга.

Часть нервных волокон от ядер идет по одноименной стороне, а большая часть их переходит на противоположную сторону. Далее волокна доходят до оливы продолговатого мозга. После чего идут к нижним бугоркам четверохолмия и медиальному коленчатому телу (подкорковые слуховые центры). В коре найдены три слуховые проекционные зоны со сложными взаимосвязями.

Электрические сигналы переключаются более чем в трех сенсорных реле; слуховые пути неоднократно перекрещиваются. После переключения в кохлеарных ядрах слуховые импульсы поступают к ядрам верхних олив, после перекреста большинства волокон информация передается к медиальным коленчатым телам, отростки которых идут к слуховым зонам коры головного мозга. На основе структурной организации слуховых центров возможно определение пространственного расположения и движения источника звука.

Центральный отдел слухового анализатора расположен в коре верхнего отдела височной доли каждого из полушарий головного мозга. Особенно важное значение в восприятии звуковых раздражений имеют поперечные височные извилины, или так называемые извилины Гешля. Как уже сказано, в продолговатом мозгу происходит частичный перекрест нервных волокон, соединяющих периферический отдел слухового анализатора с его центральным отделом. Таким образом, корковый центр слуха одного полушария оказывается связанным с периферическими рецепторами (кортиевыми органами) обеих сторон. И наоборот, каждый кортиев орган связан с обоими корковыми центрами слуха (двустороннее представительство в коре головного мозга).

3. Психофизическая характеристика слуха

Звук и его виды. Адекватным раздражителем слухового анализатора является ***звук***, который представляет собой колебательные движения среды (воздуха, воды, почвы). В звуке различают амплитуду – размах колебаний, период – время, в течение которого совершается полное колебательное движение, и частоту – число полных колебаний в 1 с.

Источником звука является колеблющееся тело. В силу упругости, присущей любому веществу, любой среде, колебания, возникающие в одном месте, передаются на соседние участки, причем возникают уплотнения и разрежения среды. Эти уплотнения и разрежения распространяются во все стороны с определенной скоростью, зависящей от величины упругости и плотности среды. Так возникают звуковые волны, состоящие из чередующихся друг с другом уплотнений и разряжений среды.

Одинаковые состояния колеблющейся среды, т.е. сгущения, разряжения и все промежуточные состояния, называют фазами звуковой волны. Расстояние между одинаковыми фазами называют длиной волны. Скорость распространения звуковой волны неодинакова в различных средах. Так, например, в воздухе при 0ºС она равна 332 м/с, а в воде – 1450 м/с. С повышением температуры скорость звука в воздухе увеличивается и, например, при 16ºС равна уже 340 м/с.

По характеру колебательных движений звуки делятся на две группы – ***тоны*** и ***шумы***. Если колебание совершается ритмично, т.е через определенные промежутки времени повторяются одинаковые фазы звуковой волны, то образующийся при этом звук воспринимается как музыкальный тон.

Простейший вид тона – гармоническое колебание, так называемый чистый тон. Примером чистого тона может служить звук камертона. Другую группу звуков составляют шумы. К шумам относят такие звуки, как скрип, стук, крик, гул, вой, шорох. Шумы представляют собой совокупность беспорядочных (хаотических) колебаний, не связанных между собой какой-либо правильной числовой зависимостью, которая характерна для гармонических колебаний, входящих в состав музыкальных звуков.

Свойства звука. В звуке различают три основных свойства: ***силу***, ***высоту*** и ***тембр***.

Сила звука зависит от величины амплитуды колебаний. Чем больше амплитуда, т.е. чем шире размах колебаний, тем звук сильнее, и, наоборот, чем меньше размах, тем меньше сила звука. Сила звука определяется величиной давления, которое производит звуковая волна на единицу поверхности. Звуковое давление измеряется в паскалях (Па).

Вместе с тем на практике оказалось более удобным измерять силу звука не в абсолютных, а в относительных единицах. При этом определяют величину отношения данной силы звука к силе звука, условно принятую за нулевую, т.е. за уровень отсчета. Это отношение часто выражается огромными цифрами, поэтому пользуются его логарифмом, величина которого обозначается в белах. Обычно применяется единица в десять раз меньшая – децибел (дБ). Если, например, сила звука равна 30 дБ, то это значит, что отношение данной силы к силе, условно принятой за нулевую, равно 10^3, т.е. 1000, или другими словами, данная сила звука в 1000 раз больше нулевой. Таблица 2 дает конкретное представление об уровне интенсивности некоторых звуков в децибелах.

Высота звука зависит от частоты колебаний звучащего тела и измеряется числом полных колебаний в секунду. Звуки с малым числом колебаний в секунду (до 200-300) называют низкими, с большим числом колебаний (выше 2000) – высокими. Число колебаний в секунду обозначается сокращенно Гц.

Таблица 2 – Уровень интенсивности разных звуков

Звук	Уровень его интенсивности (дБ)
Едва слышимый звук (порог слышимости)	0
Шелест листьев при ветре	10
Обычный шепот	25–30
Шумовой фон в городе ночью	40
Шум спокойной улицы днем	50–60
Речь средней громкости	60–70
Оркестр, громкая музыка по радио	80
Шум в поезде метро	90
Очень громкая речь (крик)	90
Шум авиационного мотора	120

Тембром, или окраской, звука называют то его свойство, благодаря которому можно отличить друг от друга одинаковые по интенсивности и по высоте звуки, издаваемые разными источниками.

В природе чистые тоны почти не встречаются. Все звуки состоят из ряда простых звуков. В музыкальных звуках различают основной тон и ряд добавочных тонов, или обертонов. Количество и относительная сила входящих в состав того или иного звука обертонов зависят в основном от величины и формы резонаторов, участвующих в образовании данного звука. Именно поэтому мы различаем по тембру звука, издаваемыми различными музыкальными инструментами, и голоса людей.

Громкостью звука обозначают интенсивность слухового ощущения. Громкость нарастает с увеличением силы звука и, наоборот, убывает с ее уменьшением. Однако здесь следует учесть ряд особенностей, характеризующих соотношение силы и громкости звуков:

- громкость нарастает и падает значительно слабее, чем интенсивность раздражителя (звука);
- чувствительность слуха к звукам разной высоты неодинакова, вследствие чего звуки одинаковой интенсивности, но разной высоты ощущаются с разной громкостью;
- ощущение громкости зависит от состояния слухового анализатора и от общего состояния нервной системы.

Распространение звука в среде

Дифракция звука. Свободному распространению звуков мешает целый ряд препятствий, в том числе голова самого человека, воспринимающего звуки. Так возникает дифракция звука, т.е. огибание им препятствий. Низкие звуки, обладающие большей длиной волны, лучше огибают препятствия, чем высокие, поэтому если за домом играет оркестр, то звуки низких труб лучше слышны, чем звуки флейт.

Реверберация. В закрытом помещении происходит многократное отражение звуковых волн стенами. Это явление носит название реверберации. Сильная реверберация сообщает излишнюю гулкость помещению. Однако при чрезмерном ее уменьшении акустические качества помещения ухудшаются.

Резонанс. Если в поле звучания какого-либо источника звука попадает другой способный звучать предмет, то он может стать вторичным излучателем звука, или резонатором; это явление называется резонансом. Резонанс бывает особенно резко выражен, когда резонатор настроен одинаково (в унисон) с первичным источником звука, т.е. когда период собственных колебаний резонатора и период колебаний звучащего тела одинаковы. Так, например, если открыть крышку рояля, нажать педаль и пропеть над струнами какой-либо тон, то начнет звучать струна, настроенная на тот же самый тон.

Звуки речи. Звуки речи делятся на две основные группы – гласные и согласные. Гласные являются тоновыми звуками, согласные – преимущественно шумовыми.

Гласные звуки. Различие между отдельными гласными определяется характерными для каждого гласного ***формантами***. Форманты представляют собой отдельные усиленные области частот, составляющих сложный спектр звуков речи. Так, гласные *у, ы, о* характеризуются низкими формантами (200–800 Гц), а гласные *э, и* – высокими (1500–4200 Гц), для гласного *а* характерны форманты средней частоты (1000–1400 Гц), так что звуки *у, ы, о* можно условно считать «низкими», в то время, как *и, э* являются «высокими» звуками.

Согласные звуки. Звуковой анализ звонких согласных, например *б, в, з, ж*, показывает наряду с периодическими колебаниями, соответствующими тону голосовых связок, наличие в составе этих звуков непериодических колебаний высокой частоты, не гармоничных по отношению к основному тону. Что касается глухих согласных, например *п, ш, ц*, то в их состав входят только непериодические колебания разной частоты. Согласные *л, м, н* обладают почти правильной периодичностью. Для *р* характерны биение звука с частотой около 20 колебаний в секунду (соответственно частоте вибраций языка) и форманта в области от 200 до 1500 Гц. Согласный *ш* имеет высокую форманту в области от 1200 до 6300 Гц, а согласный *с* – еще более высокую характеристическую область – от 4200 до 8600 Гц.

Если в силу каких-либо причин устраняются или ослабляются форманты, характеризующие речевые звуки, то речь становится неразборчивой, даже если она обладает достаточной громкостью. Снижение разборчивости речи за счет устранения высоких формант отмечается при некоторых формах тугоухости, когда нарушается восприятие высоких тонов.

4. Звукопроводящая и звуковоспринимающая функции слухового аппарата

Различные части слухового анализатора выполняют две различные по характеру функции:

- звукопроведение, т.е. доставку звуковых колебаний к рецептору;
- звуковосприятие, т.е. реакцию нервной ткани на звуковое раздражение.

Функция звукопроведения заключается в передаче составными элементами наружного, среднего и отчасти внутреннего уха физических колебаний из внешней среды к рецепторному аппарату внутреннего уха, т.е. волосковым клеткам кортиева органа.

Функция звуковосприятия состоит в превращении физической энергии звуковых колебаний в энергию нервного импульса, т.е. в процесс физиологического возбуждения волосковых клеток кортиева органа. Это

возбуждение передается затем по волокнам слухового нерва в корковый конец слухового анализатора.

Звукопроведение. В проведении звуковых колебаний принимают участие ушная раковина, наружный слуховой проход, барабанная перепонка, слуховые косточки, кольцевая связка овального окна, мембрана круглого окна, жидкость лабиринта (перилимфа), основная мембрана.

Звуковые волны, проникнув в слуховой проход, приводят в содружественное колебание барабанную перепонку, которая передает звуковые колебания через цепь слуховых косточек в овальное окно и далее перилимфе внутреннего уха.

Барабанная перепонка отвечает не только на те звуки, число колебаний которых совпадает с ее собственным тоном (800–1000 Гц), но и на любой звук. Такой резонанс носит название универсального. Барабанная перепонка и слуховые косточки не просто передают звуковые колебания, поступающие в наружный слуховой проход, а трансформируют их, т.е. превращают воздушные колебания с большой амплитудой и малым давлением в колебания жидкости лабиринта с малой амплитудой и большим давлением.

Эта трансформация достигается благодаря следующим условиям:

- поверхность барабанной перепонки в 15–20 раз больше площади овального окна;
- молоточек и наковальня образуют неравноплечий рычаг, так что экскурсии, совершаемые подножной пластинкой стремени, примерно в полтора раза меньше экскурсий рукоятки молоточка.

Общий эффект трансформирующего действия барабанной перепонки и рычажной системы слуховых косточек выражается в увеличении силы звука на 25–30 дБ.

Для нормального функционирования барабанной перепонки и цепи слуховых косточек необходимо, чтобы давление воздуха по обе стороны от барабанной перепонки, т.е. в наружном слуховом проходе и в барабанной полости, было одинаковым. Это выравнивание давления происходит благодаря вентиляционной функции слуховой трубы, которая соединяется барабанную полость с носоглоткой. При каждом глотательном движении воздух из носоглотки поступает в барабанную полость, и, таким образом, давление воздуха в барабанной полости все время поддерживается на уровне атмосферного, т.е. на том же уровне, что и в наружном слуховом проходе.

К звукопроводящему аппарату относятся также мышцы среднего уха, которые выполняют следующие функции:

- поддержание нормального тонуса барабанной перепонки и цепи слуховых косточек;
- защиту внутреннего уха от чрезмерных звуковых раздражений;
- аккомодацию, т.е. приспособление звукопроводящего аппарата к звукам различной силы и высоты.

При сокращении мышцы натягивающей барабанную перепонку, слуховая чувствительность повышается. Стременная мышца играет противоположную роль – она при своем сокращении ограничивает движения стремени и тем самым как бы приглушает слишком сильные звуки.

Описанный выше механизм передачи звуковых колебаний из внешней среды к внутреннему уху через наружный слуховой проход, барабанную перепонку и цепь слуховых косточек представляет собой ***воздушное звукопроведение***. Но звук может доставляться к внутреннему уху и, минуя значительную часть этого пути, а именно непосредственно через кости черепа – ***костное звукопроведение***. Под влиянием колебаний внешней среды возникают колебательные движения костей черепа и костного лабиринта. Эти колебательные движения передаются на перилимфу. Такая же передача имеет место при непосредственном соприкосновении звучащего тела, например ножки камертона, с костями черепа, а также под воздействием звуков высокой частоты с малой амплитудой колебаний.

Костное проведение имеет значение в патологии уха. Благодаря этому механизму обеспечивается восприятие звуков, хотя и в резко ослабленном виде, в тех случаях, когда полностью прекращается передача звуковых колебаний через наружное и среднее ухо. Костное звукопроведение осуществляется при полной закупорке наружного слухового прохода (например, при серной пробке), а также при заболеваниях, приводящих к неподвижности цепи слуховых косточек (например, при отосклерозе).

Как уже сказано, колебания барабанной перепонки передаются через цепь косточек на овальное окно и вызывают перемещения перилимфы, которые распространяются по лестнице преддверия на барабанную лестницу. Эти перемещения жидкости возможны благодаря наличию мембраны круглого окна, которая при каждом движении пластинки стремени внутрь и соответствующем толчке перилимфы выпячивается в сторону барабанной полости. В результате перемещений перилимфы возникают колебания основной мембраны и расположенного на ней кортиева органа.

Звуковосприятие. При колебании основной мембраны происходит также перемещение слуховых клеток кортиева органа, сопровождающееся возникновением в них нервного импульса.

Слуховой орган человека воспринимает звуки различной частоты колебаний. Область слухового восприятия ограничена звуками, частота которых расположена между 16 колебаниями в секунду – нижней границей и 2000 колебаний в секунду – верхней границей. Звуки с частотой ниже 16 колебаний в секунду относятся к ***инфразвукам***, выше 20000 – к ***ультразвукам***. В последнее время получены данные, свидетельствующие о возможности восприятия человеком ультразвуковых колебаний с частотой до 25000 Гц и выше посредством костной проводимости.

В пределах области слухового восприятия наше ухо способно различать звуки по высоте, силе и тембру. Для объяснения этой способности было

высказано несколько теорий. Наиболее распространенной является ***резонансная теория***, предложенная Г.А. Гельмгольцем. Согласно этой теории, различение звуков по высоте осуществляется посредством следующего механизма. Волокна основной мембраны благодаря различной длине и неодинаковому натяжению имеют свои собственные тоны, и каждое волокно (или группа волокон) приходит в содружественное колебание, или резонирует, только на соответствующий тон. Согласно резонансной теории слуха, на высокие звуки отвечают короткие волокна основной мембраны в основном завитке улитки, а на низкие звуки – длинные волокна в верхнем завитке. Звуки средней высоты приводят в содружественное колебание волокна основной мембраны среднего завитка. По этой же теории разные по силе звуки вызывают различной силы размахи волокон основной мембраны, а различение тембра основано на способности периферического конца звукового анализатора разлагать сложные звуки на простые тоны. Вместе с тем ряд факторов из области физиологии слуха не укладывается в механизм звукопередачи и звуковосприятия, как он трактуется с точки зрения резонансной теории. Наибольшие трудности возникают перед этой теорией при объяснении различения всей совокупности звуков по высоте и по силе, если учесть, что волокна основной мембраны связаны друг с другом и не способны к изолированным колебаниям.

В настоящее время наибольшим признанием пользуется теория, которая предполагает, что при действии звука колеблются не только резонирующие на данную частоту волокна, но и другие волокна основной мембраны. При этом максимум резонанса перемещается на основной мембране соответственно частоте колебаний воздействующего звука, а ощущение высоты звука определяется местом максимальной амплитуды колебаний основной мембраны. При высоких звуках максимальная деформация основной мембраны, а, следовательно, и максимальное раздражение рецепторных клеток кортиева органа происходит в области завитка улитки, а при низких – в области ее верхушки. Различение звуков по силе объясняется вовлечением в нервный процесс различного числа клеток кортиева органа: чем звук сильнее, тем большее число клеток посылает в мозг нервные импульсы. При нанесении повреждения в определенном отделе основной мембраны и кортиева органа исчезает выработанная на определенный тон условно-рефлекторная реакция, а именно повреждение в основном завитке улитки сопровождается потерей восприятия высоких тонов, а при повреждении в верхнем завитке исчезает реакция на низкие тоны.

Новейшие экспериментальные исследования установили, что в улитке при звуковом раздражении возникают переменные электрические токи, которые по своему ритму и величине полностью повторяют частоту и силу звуковых колебаний. Таким образом, улитка как бы выполняет роль микрофона, преобразующего механические колебания в электрические. Это явление получило название ***микрофонного эффекта улитки***.

Таким образом, слуховой аппарат – это целостно действующий, единый в функциональном отношении звуковой анализатор, части которого выполняют различную работу. Периферический отдел производит первичный анализ и преобразует физическую энергию звука в специфическую энергию нервного возбуждения; проводящие нервные пути передают возбуждение в мозговые центры, и в коре головного мозга производится превращение энергии нервного возбуждения в ощущение.

Выключение слуховой области коры одного полушария ведет к двустороннему понижению слуха, но главным образом на противоположное ухо. Выключение слуховых областей обоих полушарий ведет к полному нарушению коркового анализа и синтеза звуковых раздражений.

Специфической особенностью слуха человека является способность воспринимать звуки речи не только как физические явления, но и как смыслоразличительные единицы – фонемы. Эта способность обеспечивается наличием ***сенсорного центра речи***, расположенного в заднем отделе верхней височной извилины левого полушария головного мозга. У левшей данный центр находится в правом полушарии. При выключении этого центра нарушается анализ и синтез сложных звуковых комплексов, составляющих словесную речь. Восприятие тонов и шумов, входящих в состав речи, может в этих случаях сохраниться, но различение этих тонов и шумов именно как речевых звуков становится невозможным, в результате чего нарушается понимание речи – возникает сенсорная афазия («словесная глухота»).

Чувствительность органа слуха. Чувствительность слухового анализатора к звукам различной высоты неодинакова. Человеческое ухо наиболее чувствительно к звукам с частотой колебаний от 1000 до 3000. По мере понижения или повышения частоты колебаний чувствительность падает. Особенно резкое падение чувствительности отмечается в области самых низких и самых высоких звуков.

С возрастом слуховая чувствительность изменяется. Наибольшая острота слуха наблюдается у 15–20-летних, а затем она постепенно падает. Зона наибольшей чувствительности до 40-летнего возраста находится в области 3000 Гц, от 40 до 60 лет – в области 2000 Гц, а старше 60 лет – в области 1000 Гц.

Минимальная сила звука, способная вызвать ощущение едва слышимого звука, называется ***порогом слышимости***, или ***порогом слухового ощущения***. Чем ниже порог слухового ощущения, тем выше чувствительность уха к данному звуку. Следовательно, в области средних частот (1000-3000 Гц) пороги слухового восприятия оказываются наиболее низкими, а в области низких и высоких частот пороги повышаются. При нормальном слухе величина порога слухового ощущения равна 0 дБ. Нуль децибел означает не отсутствие звука, а нулевой уровень, т.е. уровень отсчета при измерении интенсивности воспринимаемых звуков, и соответствует пороговой интенсивности при нормальном слухе. Нулевым уровнем силы звука принято считать

величину давления, соответствующего порогу слухового ощущения при нормальном слухе для тона в 1000 Гц. Величина этого давления равна 20,4 паскаля.

При увеличении силы звука ощущение громкости звука усиливается, но при достижении силы звука определенной величины нарастание громкости прекращается и появляется ощущение давления или даже боли в ухе. Сила звука, при которой появляется ощущение давления или боли, называется ***порогом неприятного ощущения*** (***болевым порогом***), ***порогом дискомфорта***. Расстояние между порогом слухового ощущения и порогом дискомфорта оказывается наибольшим в области средних частот и достигает здесь 130 дБ.

Чувствительность слухового анализатора характеризуется не только величиной порога восприятия, но и величиной ***разностного***, или ***дифференциального, порога***. Разностным порогом частоты называют минимальный, едва заметный для слуха прирост частоты звука к его первоначальной частоте. Разностные пороги силы звука равны в среднем 0,1–0,12, т.е. для того, чтобы звук ощущался как более громкий, его надо усилить на 0,1 первоначальной величины, или на 1 дБ.

Таким образом, ***область слухового восприятия*** у нормально слышащего человека ограничена по частоте и по силе звука. По частоте эта область охватывает диапазон от 16 до 25000 Гц (частотный диапазон слуха), а по силе – до 130 дБ (динамический диапазон слуха).

Область речи, т.е. частотный и динамический диапазон, необходимый для восприятия звуков речи, занимает небольшую часть всей области слухового восприятия, а именно по частоте от 500 до 600 Гц и по силе от 50 до 90 дБ над порогом слышимости.

Слуховая адаптация и слуховое утомление. Звуковая травма. При воздействии звуковых раздражений происходит временное понижение чувствительности органа слуха. Так, например, выйдя на шумную улицу, человек, обладающий нормальным слухом, ощущает шум улицы как очень громкий, соответственно его действительной интенсивности. Однако через некоторое время уличный шум ощущается уже как менее громкий, хотя фактически интенсивность шума не изменяется. Это снижения громкости является следствием понижения чувствительности слухового анализатора в результате воздействия сильного звукового раздражителя. После прекращения воздействия шума, когда, например, человек входит с шумной улицы в тихое помещение, чувствительность слухового органа быстро восстанавливается, и, выйдя вновь на улицу, человек опять будет ощущать уличный шум как очень громкий. Такое временное снижение чувствительности носит название ***адаптации***. Адаптация является защитно-приспособительной реакцией организма, предохраняющей нервные элементы слухового анализатора от истощения под воздействием сильного раздражителя.

При интенсивном и длительном раздражении слухового анализатора наступает ***слуховое утомление***. Оно характеризуется значительным понижением слуховой чувствительности, которая восстанавливается лишь после более или менее продолжительного отдыха. При частом и длительном (в течение нескольких месяцев или лет) перераздражении слухового анализатора в нем могут возникнуть необратимые патологические изменения, приводящие к стойкому нарушению слуха (шумовое поражение слухового органа).

При очень большой мощности звука, даже при кратковременном его воздействии, может возникнуть ***звуковая травма***, сопровождающаяся иногда нарушением анатомической структуры среднего и внутреннего уха.

Маскировка звука. Если какой-либо звук воспринимается на фоне действия другого звука, то первый звук ощущается менее громким, чем в тишине: он как бы заглушается другим звуком. Так, например, в поезде метро отмечается значительное ухудшение восприятия речи. Это явление называется ***маскировкой звука***. Высокие звуки сильно маскируются низкими и, наоборот, сами оказывают очень небольшое маскирующее действие на низкие звуки. Наиболее сильно выражено маскирующее влияние звуков, близких по высоте к маскируемому звуку.

Бинауральный слух. Наличие двух ушей обуславливает способность определять направление источника звука. Эта способность получила название ***бинаурального*** (двуушного) ***слуха***, или ***ототопики***.

Для объяснения этого свойства слухового анализатора высказано три суждения:

- ухо, расположенное ближе к источнику звука, воспринимает звук сильнее, чем противоположное;
- ухо, находящееся ближе к источнику звука, воспринимает его несколько раньше;
- звуковые колебания доходят до обоих ушей в различных фазах.

Для точного определения направления источника звука необходимо, чтобы слух на оба уха был одинаковым.

Слуховой анализатор обладает способностью различать направление звука, определять местоположение его источника, т.е. оценивать расстояние, на котором находится источник звука. Бинауральный слух дает также возможность воспринимать сложные звуковые комплексы, когда звук приходит одновременно с различных сторон, и определять при этом положение источников звука в пространстве (стереофония).

5. Основные этапы развития слуховой функции у детей

Слуховой анализатор человека начинает функционировать уже с момента его рождения. При воздействии звуков достаточной громкости у новорожденных можно наблюдать ответные реакции, протекающие по типу безусловных рефлексов и проявляющиеся в виде изменений дыхания и пульса, задержки сосательных движений. В конце первого начале второго

месяцев жизни у ребенка образуются уже условные рефлексы на звуковые раздражители. На третьем месяце ребенок уже начинает различать звуки по их качеству (по тембру, по высоте).

В последующем периоде способность к дифференцированию звуков получает дальнейшее развитие и распространяется на голос и элементы речи. Ребенок начинает по-разному реагировать на различные интонации и различные слова, однако последние воспринимаются им на первых порах недостаточно расчленено. В течение второго и третьего годов жизни, в связи с формированием у ребенка речи, происходит дальнейшее развитие его слуховой функции, характеризующееся постепенным уточнением восприятия звукового состава речи. В конце первого года ребенок обычно различает слова и фразы преимущественно по их ритмическому контуру и интонационной окраске, а к концу второго и началу третьего года он обладает уже способностью различать на слух все звуки речи. При этом развитие дифференцированного слухового восприятия звуков речи происходит в тесном взаимодействии с развитием произносительной стороны речи. Следует отметить, что в норме развитие слуховой дифференциации предшествует уточнению произносительных навыков. Это обстоятельство находит свое отражение в том, что дети 2-3 лет, полностью различая на слух звуковую структуру слов, не могут ее воспроизвести даже отраженно. Если предложить такому ребенку повторить, например, слово карандаш, он воспроизведет его как «каландас», но стоит взрослому сказать вместо карандаш «каландас», как ребенок сразу же определит фальшь в произношении взрослого.

Таким образом, формирование так называемого речевого слуха, т.е. способности различать на слух звуковой состав речи, заканчивается к началу третьего года жизни. Однако совершенствование других сторон слуховой функции (музыкальный слух, способность к различению всякого рода шумов, связанных с работой некоторых механизмов) может происходить не только у детей, но и у взрослых в связи со специальными видами деятельности.

Исследование слуха у детей. Исследованию слуха у детей должно быть предпослано собирание кратких анамнестических сведений: течение раннего физического развития ребенка, речевое развитие, время и причины потери слуха, характер потери речи (одновременно с глухотой или через некоторое время, сразу или постепенно), условия воспитания ребенка.

В различные периоды жизни ребенка возникновение тугоухости и глухоты бывает связано с определенными типичными причинами, позволяющими выделить группы риска. Например: причины, влияющие на слуховую функцию плода в период беременности (врожденная тугоухость и глухота), – это токсикоз, угроза выкидыша и преждевременных родов, резус-конфликт матери и плода, нефропатия, опухоли матки, заболевания матери во время беременности, прежде всего, такие как краснуха, грипп, лечение ототоксическими препаратами. Часто глухота наступает при патологических родах – преждевременных, стремительных, затяжных с наложением

щипцов, при кесаревом сечении, частичной отслойке плаценты. Для глухоты, наступающей в раннем неонатальном периоде, характерны гипербилирубинемия, связанная с гемолитической болезнью новорожденных, недоношенность, врожденные пороки развития.

В грудном и раннем детском возрасте факторами риска являются перенесенный сепсис, лихорадочное состояние после родов, вирусные инфекции (краснуха, ветряная оспа, корь, паротит, грипп), менингоэнцефалит, осложнения после прививок, воспалительные болезни уха, черепно-мозговые травмы, лечение ототоксическими препаратами. Влияет на врожденную глухоту и наследственность.

Большое значение для первоначального суждения о состоянии слуха у ребенка с подозрением на наследственную тугоухость имеет материнский анамнез:

- при опросе родителей ребенка в возрасте до 4 месяцев выясняется: пробуждают ли спящего неожиданные громкие звуки, вздрагивает ли он или плачет; для этого же возраста характерным является так называемый рефлекс Моро. Он проявляется разведением и сведением рук (рефлекс обхватывания) и вытягиванием ног при сильном звуковом раздражении;
- для ориентировочного выявления нарушений слуха используется врожденный сосательный рефлекс, который происходит в определенном ритме (так же, как и глотание). Изменение этого ритма при звуковом воздействии обычно улавливается матерью и свидетельствует о наличии слуха. Конечно, все эти ориентировочные рефлексы скорее определяются родителями. Однако эти рефлексы характеризуются быстрым угасанием, а это означает, что при частом повторении рефлекс может перестать воспроизводиться. В возрасте от 4 до 7 месяцев ребенок обычно делает попытки поворачиваться к источнику звука, т. е. уже определяет его локализацию. В 7 месяцев он дифференцирует определенные звуки, реагирует даже, если не видит источника. К 12 месяцам у ребенка начинаются попытки речевых ответов («гуление»).

Для исследования слуха детей в возрасте от 4–5 лет используются те же методы, что и для взрослых. Начиная с 4–5-летнего возраста ребенок хорошо понимает, что от него хотят, и дает обычно достоверные ответы. Однако и в этом случае необходимо учитывать некоторые особенности детского возраста. Так, хотя исследование слуха шепотной и разговорной речью является весьма простым, надо соблюдать точные правила его проведения, чтобы получить правильное суждение о состоянии слуховой функции ребенка. Знание именно этого метода особенно важно, так как оно может быть проведено врачом самостоятельно, а выявление какой-либо потери слуха является основанием для направления к специалисту. Кроме того, следует учитывать и ряд особенностей психологического характера, имеющих место при исследовании данной методикой именно в детском возрасте.

У детей нужно начинать исследование с близкого расстояния, лишь потом его увеличивая. Второе ухо обычно заглушают для исключения переслушивания. У взрослых дело обстоит просто: применяется специальная трещетка. У детей ее использование обычно вызывает испуг, поэтому заглушение вызывается легким надавливанием на козелок с его поглаживанием, что лучше делать родителям. Исследование слуха должно проводиться в условиях полной тишины, в изолированном от посторонних шумов помещении.

Исследование слуха у детей сопряжено с большими трудностями. Они обусловлены тем, что малыши не могут сосредоточиться на одной деятельности и легко отвлекаются. Поэтому исследование слуха у маленьких детей нужно проводить в занимательной форме, например в форме игры.

При исследовании слуха у детей преддошкольного и младшего дошкольного возраста (2–4 лет) можно уже использовать речь, а также различные звучащие игрушки.

Исследование слухового восприятия голоса соединяется с определением способности у детей различать гласные, которые вначале берутся в определенной последовательности, с учетом степени их слышимости, например *а, о, э, и, у, ы,* а затем, во избежание угадывания, предлагаются в произвольном порядке. С этой же целью можно применять дифтонги *ау, уа* и т. п. Исследуется также различение согласных в словах, отличающихся друг от друга одним согласным звуком, либо в слогах.

При исследовании слухового восприятия таких элементов речи, как слова и фразы, используется материал, отвечающий уровню речевого развития детей. Наиболее элементарным материалом являются такие, например, слова и фразы, как имя ребенка, например: *Ваня, мама, папа, дедушка, бабушка, барабан, собака, кошка, дома, Вова упал*

При исследовании слуха на голос и элементы речи применяется разговорный, а затем громкий голос. При исследовании голосом и речью применяются такие расстояния: у самой ушной раковины (условно обозначается у/р) 0,5; 1; 2 и более метров.

Различение элементов речи лучше всего проводить с помощью картинок: при произнесении исследующим того или иного слова ребенок должен показать соответствующую картинку. При исследовании слуха на речь у детей, еще только начинающих говорить, можно использовать звукоподражания: «ам-ам» или «ав-ав» (собака), «мяу» (кошка), «му» (корова).

Для исследования фонематического слуха, т. е. способности отличать друг от друга отдельные сходные между собой в акустическом отношении речевые звуки (фонемы), необходимо, где это возможно, использовать специально подобранные, доступные по смыслу пары слов, которые отличались бы друг от друга фонетически лишь звуками, дифференциация

которых исследуется. В качестве подобных пар могут быть использованы, например, такие, как *жар – шар, чашка – шашка, точка – дочка, почка – бочка, коза – коса* и т. д. Такого рода пары слов могут быть с успехом применены и для исследования способности дифференциации гласных фонем (*палка – полка, дом – дым, стол – стул, мишка – мышка, мышка – мушка)*. При невозможности подобрать соответствующие пары слов исследование различения согласных звуков можно проводить на материале слогов типа *ома, ана, аля, авя*.

Проведение камертонального и аудиометрического исследований у детей до 4–5 лет практически неосуществимо и удается лишь как редкое исключение. У старших дошкольников во многих случаях удается провести исследование слуха камертонами или аудиометром.

Особые трудности возникают при исследовании слухового восприятия у детей, не владеющих речью и не обнаруживающих явных остатков слуха. Применение аудиометра и камертонов часто не приводит к цели, так как дети могут не понять поставленной перед ними задачи. Поэтому первичное исследование таких детей лучше проводить с помощью звучащих игрушек и голоса. Поведение ребенка, манипулирующего звучащими игрушками, а также отсутствие или наличие реакции на внезапно издаваемый игрушкой звук помогают определить, имеется ли у ребенка слух.

Если ребенок не обнаруживает реакции даже на очень громкие звуки (окрик или громко звучащие игрушки) и в то же время четко реагирует на вибрационные раздражители, например, оборачивается при постукивании ногой по полу или на стук двери, то можно со значительной долей вероятности вывести заключение о наличии глухоты. Отсутствие реакции на такие раздражители, как стук двери, удар по столу, топанье ногой по полу, может свидетельствовать не только о глухоте, но и о нарушении других видов чувствительности либо о резком снижении общей реактивности.

При исследовании восприятия глухими и слабослышащими детьми элементов речи соответствующий речевой материал (фонемы и слова) предлагается вначале для различения одновременно на слух, по чтению с губ и с использованием тактильно-вибрационного восприятия. Исследующий громко произносит фонему или слово, а ребенок слушает, смотрит на лицо исследующего и держит одну руку на груди исследующего, другую – на своей груди. Лишь после того как ребенок начнет уверенно дифференцировать элементы речи при таком комплексном восприятии, можно перейти к исследованию восприятия их только на слух.

Исследование слуха при помощи речи у детей с нарушениями слуха и речи не может, как правило, выявить истинное состояние слуховой чувствительности. У этой категории детей различение на слух элементов речи,

находясь в прямой зависимости от степени нарушения слуха, стоит в то же время в связи с речевым развитием. Ребенок с пониженным слухом, владеющий словесной речью, дифференцирует в предъявляемых ему элементах речи все или почти все акустические различия, доступные его слуху, так как эти различия имеют для него сигнальное (смыслоразличительное) значение. Другое дело – ребенок, не владеющий речью или владеющий ею лишь в зачаточной форме. Даже в тех случаях, когда тот или иной элемент речи является по своей акустической характеристике доступным его слуховому восприятию, он может таким ребенком не распознаться в силу отсутствия или недостаточного укрепления его сигнального значения. Таким образом, исследование слуха при помощи речи у детей с нарушением речевого развития дает лишь общее представление о том, как ребенок реализует в данный момент свои слуховые возможности для различения тех или иных элементов речи.

Для точного определения слуховой чувствительности и объема слухового восприятия служит аудиометрия. Однако применение обычной аудометрии у детей с нарушением слуха и речи встречает значительные трудности, которые обусловлены двумя основными причинами: во-первых, такие дети не всегда понимают речевую инструкцию, в которой разъясняется предъявляемая ребенку задача и способы его реагирования на звуковые сигналы, а во-вторых, у таких детей обычно отсутствуют навыки прислушивания к звукам малой интенсивности. В этих случаях ребенок реагирует на звук не при минимальной (пороговой) его силе, а при некотором, иногда довольно значительном превышении пороговой интенсивности.

Таким образом, исследование слуховой функции детей даже в возрасте 4–5 лет представляет значительные трудности по сравнению с исследованием взрослых, хотя они основаны так же на ответах обследуемого. Все эти методы с использованием речи, камертонов или аудиометров называются **психофизическими.**

Однако эти психофизические методы могут быть использованы у детей не ранее 4–5 лет жизни, так как до этого возраста ребенок, как правило, не в состоянии дать правильный ответ. Между тем именно в этом и даже более раннем возрасте существует настоятельная необходимость выявления тугоухости, поскольку она самым тесным образом связана с развитием речевой функции и интеллекта ребенка. Кроме того, 80% нарушений слуха возникает у детей на 1–2-м году жизни. Основная проблема здесь в том, что запоздалая диагностика тугоухости приводит к несвоевременному началу лечения, а следовательно, к поздней реабилитации, задержке формирования речи у ребенка. Оптимальным для слухопротезирования считается возраст 1–1,5 года ребенка.

Лекция 13
ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ, ВКУСОВОЙ, ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ, СОМАТОВИСЦЕРАЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОРЫ

1. Вестибулярный анализатор.
2. Обонятельный анализатор.
3. Вкусовой анализатор.
4. Соматовисцеральная сенсорная система.

1. Вестибулярный анализатор

Вестибулярный анализатор наряду со зрительным и соматосенсорным играет ведущую роль в ориентации человека в пространстве, является органом равновесия. Он воспринимает информацию о положении, линейных и угловых перемещениях тела и головы.

Периферический отдел (вестибулярный аппарат) находится в костном лабиринте пирамиды височной кости и состоит из *трех полукружных каналов* и *преддверия.* Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: верхний – во фронтальной, задний – в сагиттальной и наружный – в горизонтальной. На одном конце каждого канала имеется колбообразное расширение – *ампула.*

Преддверие состоит из двух отделов: *мешочка (саккулус)* и *маточки (утрикулус),* Утрикулус, саккулус и полукружные каналы состоят из тонких перепонок, образующих замкнутые трубки, – это перепончатый лабиринт, внутри которого находится эндолимфа, связанная с эндолимфой улитки. Между перепончатым и костным лабиринтом, в который заключены улитка и вестибулярный аппарат, находится перилимфа.

В каждом мешочке имеются небольшие возвышения – *макулы* (пятна), в которых находится *отолитовый аппарат* – скопление рецепторных клеток, которые покрыты железообразной массой, состоящей из мукополисахаридов. Благодаря наличию в ней кристаллов кальция она получила название *отолитовой мембраны.* В полукружных каналах желеобразная масса не содержит отолиты и называется *купулой.*

Все вестибулорецепторы относятся к *вторичночувствующим* и делятся на два типа: клетки первого типа имеют колбообразную форму, второго типа – цилиндрическую. На своей свободной поверхности клетки имеют волоски, из них тонкие (60-80 на каждой клетке) называются *стереоцилиями,* а один толстый и длинный находится на периферии пучка и называется *киноцилием.* При изменении положения головы и тела в пространстве происходит перемещение желеобразной массы, которая отклоняет реснички, погруженные в нее. Их перемещение служит адекватным стимулом для возбуждения рецепторов. Смещение волосков в сторону киноцилия вызывает возбуждающий эффект, в противоположную – тормозный.

Отолитовый аппарат предверия воспринимает прямолинейное движение, ускорение или замедление, наклоны головы и тела в сторону, а также тряску и качку.

Раздражителем рецепторного аппарата полукружных каналов являются вращательные движения вокруг своей оси, их угловое ускорение или замедление.

Проводящие пути и центры вестибулярного анализатора

На рецепторных клетках берут начало и заканчиваются афферентные и эфферентные нервные волокна. Первый нейрон проводникового отдела – это биполярные клетки, расположенные в вестибулярном ганглии. Периферические отростки этих клеток контактируют с рецепторными клетками, а центральные в составе вестибулярного нерва (VIII пара черепно-мозговых нервов) направляются в вестибулярные ядра продолговатого мозга (второй нейрон). Отсюда импульсы поступают к таламическим ядрам (третий нейрон), мозжечку, ядрам глазодвигательных мышц, к вестибулярным ядрам противоположной стороны, к мотонейронам шейного отдела спинного мозга, через вестибулоспинальный тракт – к мотонейронам мышц-разгибателей, к ретикулярной формации, гипоталамусу. За счет вышеперечисленных связей осуществляется автоматический контроль равновесия тела (без участия сознания). За сознательный анализ положения тела в пространстве отвечают таламокортикальные проекции, которые заканчиваются в задней постцентральной извилине коры больших полушарий центрального отдела вестибулярного анализатора. Через вестибуло-мозжечково-таламический тракт в моторную кору кпереди от центральной извилины поступает информация о поддержании тонических реакций, связанных с оценкой позы тела.

Чувствительность вестибулярного анализатора

Она неодинакова для различных видов движений. При прямолинейном движении порог различения ускорения равен 2–20 см/с, для углового ускорения порог различения вращения равен 2–3 градусам/с. Порог различения наклона головы в сторону составляет около 1 градуса, вперед-назад – около 1,5–2 градусов. При вибрации, качке, тряске происходит снижение чувствительности вестибулярного аппарата. Сильные и длительные нагрузки на вестибулярный аппарат вызывают у некоторых людей патологический симптомокомплекс, названный «болезнью движения, или морской болезнью». При этом возникают вестибуловегетативные реакции: изменения сердечного ритма, тонуса сосудов, усиление моторики желудочно-кишечного тракта, саливация, тошнота, рвота. Проявления морской болезни могут быть уменьшены применением некоторых лекарственных препаратов.

Важным показателем состояния вестибулярной системы является вестибулоглазодвигательный рефлекс (глазной нистагм), который проявляется в ритмическом медленном движении глаз в сторону, противоположную вращению, и быстром, скачкообразном движении глаз в обратном

направлении. Нистагм появляется после вращения, он дает возможность обзора пространства в условиях перемещения тела.

Патология вестибулярного анализатора

При сильных и длительных нагрузках на вестибулярный аппарат возникает патологический симптомокомплекс, названный ***болезнью движения*** (примером которой может служить морская болезнь). Последняя проявляется изменением сердечного ритма (учащение, а затем замедление), сужением, а затем расширением сосудов, усилением движения желудка, головокружением, тошнотой и рвотой. Повышенная склонность к болезни движения может быть уменьшена специальной тренировкой (вращение, качели) и применением ряда лекарственных средств.

У практически здоровых людей выраженные вегетативные расстройства при раздражении вестибулярного аппарата не зависят от функции рецепторного отдела вестибулярной системы, т.е. это частная форма нарушения адаптации организма к угловым ускорениям. Она обусловлена особенностями работы некоторых отделов мозга. Ведущая роль в возникновении вестибулярных расстройств принадлежит лимбической системе мозга и ретикулярной формации.

Вегетативные расстройства являются следствием нарушения подкорковой регуляции вегетативных функций (на уровне лимбического комплекса и ретикулярной формации). Только врожденной конституциональной недостаточностью лимбико-ретикулярной системы могут быть объяснены случаи непроходящих явлений укачивания у некоторых людей, постоянно подвергающихся действию вестибулярных раздражителей.

Вестибулярная неустойчивость – это функциональная недостаточность систем мозга, регулирующих взаимодействие организма с факторами внешней среды.

2. Обонятельный анализатор

С помощью обонятельного анализатора осуществляется восприятие и анализ пахучих веществ, химических раздражителей внешней среды, а также принимаемой пищи. Благодаря функциям обонятельного анализатора человек ориентируется в окружающем пространстве, апробирует пищу на съедобность, уходит от опасности, отвергает вредные для него вещества, животные обеспечивают половую ориентацию.

Периферический отдел обонятельного анализатора расположен в задней части верхнего носового хода и представлен обонятельным эпителием, в состав которого входят обонятельные рецепторные клетки, количество которых у человека достигает 10 млн (у собаки – овчарки – около 200 млн), опорные и базальные клетки. Обонятельный эпителий покрыт сверху слоем слизи. Обонятельные рецепторные клетки – *первичночувствующие.* От верхней части клетки отходит дендрит, снабженный ресничками, погруженными в слой слизи. Движения ресничек обеспечивают процесс захвата

молекулы пахучего вещества и контакта с ним *(стереохимия* пахучих веществ). Механизм обонятельной рецепции заключается в том, что молекула пахучего вещества взаимодействует со специализированными белками, встроенными в мембрану рецептора. Если форма молекулы воспринимаемого вещества соответствует форме рецепторного белка в мембране (как ключ к замку), тогда возможен контакт с этим веществом. Затем изменяется конфигурация молекулы белка, открываются натриевые каналы и возникает деполяризация мембраны рецепторной клетки. В результате генерируется рецепторный потенциал микроворсинок, а затем потенциал действия нервного волокна.

Проводящие пути и центры обонятельного анализатора

Аксоны рецепторных клеток, объединившись в пучок, идут к обонятельной луковице, где находятся вторые нейроны. Волокна клеток обонятельной луковицы образуют обонятельный тракт, имеющий треугольное расширение и состоящий из нескольких пучков. Обонятельная луковица генерирует ритмические импульсы, частота которых изменяется при вдувании в нос различных пахучих веществ. Пучки обонятельного тракта проходят в различные структуры мозга: миндалину, гипоталамус (отвечает за эмоциональный компонент обонятельных ощущений), ретикулярную формацию, орбито-фронтальную кору, препериформную кору и периформную долю, в обонятельную луковицу противоположной стороны. Центральный отдел обонятельного анализатора находится в передней части грушевидной доли в области извилины морского коня (гиппокампа). Пахучие вещества воспринимаются также свободными окончаниями волокон тройничного нерва (V пара черепно-мозговых нервов), расположенными в слизистой носа. Так, вещества с резким запахом (аммиак) воспринимаются окончаниями тройничного нерва и могут вызвать остановку дыхания или защитные рефлексы (чихание). Эти рефлексы замыкаются на уровне продолговатого мозга.

Человек способен различать многообразие запахов. Существует классификация (Ж. Эймур, 1962) запахов, служащая практическим целям. Она выделяет семь основных, или первичных, запахов: 1) камфароподобный, 2) цветочный, 3) мускусный, 4) мятный, 5) эфирный, 6) гнилостный, 7) острый. Многообразие запахов связано со смешением первичных запахов. Кроме того, существуют так называемые ольфактивные вещества, раздражающие только обонятельные рецепторы. К ним относятся: запах гвоздики, лаванды, аниса, бензола, ксилола и др. – это вещества первой группы.

Ко второй группе относятся смешанные вещества, которые раздражают не только обонятельные клетки, но и окончания тройничного нерва. Это запах камфары, эфира, хлороформа и др.

Адаптация к действию пахучего вещества происходит довольно медленно в течение 10 секунд или минут и зависит от продолжительности действия вещества, его концентрации и скорости потока воздуха (принюхивание).

Острота обоняния определяется *порогом обонятельной чувствительности* – это минимальное количество пахучего вещества, которое ощущается как соответствующий запах. Определение порогов обонятельной чувствительности проводится с помощью ольфактометрии.

На остроту обоняния влияют влажность и температура воздуха, состояние периферического отдела анализатора. Набухлость слизистой носа при насморке вызывает понижение остроты обоняния – *гипоосмию* или полную потерю обонятельной чувствительности – *аносмию,* которая наблюдается или при атрофии рецепторного аппарата, или при нарушении коркового отдела анализатора, с которым может быть связана и *гиперосмия* – повышение чувства обоняния, а также *паросмия* – неправильное восприятие запахов, обонятельные галлюцинации при отсутствии пахучих веществ – обонятельная *агнозия. С* возрастом отмечено снижение обонятельной чувствительности.

3. Вкусовой анализатор

Вкус относится к контактным видам чувствительности и является мультимодальным ощущением, так как химические раздражители воспринимаются в комплексе с термическими, механическими и обонятельными.

Различают четыре «первичных» вкусовых ощущения: *сладкое, кислое, соленое, горькое.* Кончик языка воспринимает в основном сладкий вкус, корень – горький, средняя часть – кислый, боковые части языка – соленый и кислый. Самые низкие пороги вкусовой чувствительности – для горького вкуса и определяются по концентрации действующих на рецепторы веществ. Длительное действие какого-либо вещества на вкусовые рецепторы приводит к адаптации к данному виду вкуса. Так, если человек часто употребляет кислую и соленую пищу (острую), то пороги на эти виды вкуса увеличиваются. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому.

Рецепторы вкуса – вкусовые клетки расположены во вкусовых почках или луковицах. Последние локализуются во вкусовых сосочках языка и в виде отдельных включений – на задней стенке глотки, мягком небе, миндалинах, гортани, надгортаннике. Они делятся на три типа: 1) грибовидные (на всей поверхности языка), 2) желобоватые – поперек стенки языка, у его корня, 3) листовидные – вдоль задних краев языка. У человека насчитывают 2000 вкусовых почек, каждая из которых содержит 40–60 рецепторных клеток.

Механизм вкусовой рецепции заключается в следующем. Вкусовое вещество, расщепленное слюной до молекул, попадает в поры вкусовых луковиц, вступает во взаимодействие с гликокаликсом и адсорбируется на клеточной мембране микроворсинки, вступая в контакт с рецепторным белком. Предполагается, что в области микроворсинки имеются стереоспецифические участки рецептора, воспринимающие только свои молекулы вещества. В результате происходит деполяризация мембраны и генерация рецепторного потенциала. Образовавшийся в рецепторной клетке медиатор

(ацетилхолин, серотонин и др.) в рецепторно-афферентном синапсе приводит к возникновению ВПСП, а затем ПД, который передается по волокнам барабанной струны – веточки лицевого (VII пара), языкоглоточного (IX пара) и верхнегортанного (X пара) черепно-мозговых нервов в продолговатый мозг, в ядро солитарного нерва в виде паттерной нервной активности, определяющей разные вкусовые ощущения. Из продолговатого мозга нервные волокна в составе медиальной петли направляются к вентральным ядрам зрительного бугра и далее в кору больших полушарий – латеральную часть постцентральной извилины и гиппокамп.

Вкусовая чувствительность может изменяться в зависимости от состояния организма (при голодании, беременности). Алкоголь и никотин увеличивают пороги вкусовой чувствительности. Полная потеря вкусового восприятия называется *агевзией,* пониженная – *гипогевзией,* повышение вкусовой чувствительности – *гипергевзия,* извращение вкуса – *парагевзия.*

Патология вкусового анализатора

Основные повреждающие факторы, вызывающие изменения периферического отдела вкусовой системы – вкусовых почек – химические, термические и механические. Повреждение центральных вкусовых проекций не изменяет гистологические свойства вкусовых рецепторов и вкусовых волокон. Основные нарушения вкуса и их причины приведены в таблице 3.

Таблица 3 – Нарушения вкусовых ощущений

Показатели	Уровни п оражения	Причины нарушения	Симптомы
Полная потеря вкуса (агевзия)	Рецепторы	Заболевания языка, полости рта и глотки	Нарушения всех вкусов при агевзии или нарушения одного из вкусов при неполных нарушениях
Понижение вкусовой чувствительности (гипогевзия)	Травматизация нервов: тройничного, лицевого, языкоглоточного	Протезирование зубов с использованием разных металлов. Слущивание эпителия слизистой языка. Глоссалгия. Атрофия сосочков	Нарушение всех вкусов или одного из вкусов.
Увеличение вкусовой чувствительности (гипергевзия). Извращение вкусовой чувствительности (парагевзия)	Мозг: структуры лимбической системы – обонятельный мозг, височная доля	Опухоли, травмы, нейросифилис. Коммоционно-контузионный синдром	Полное двустороннее, реже одностороннее выпадение вкусовой чувствительности

4. Соматовисцеральная сенсорная система

В соматовисцеральную систему входят: *кожный анализатор*, объединяющий тактильную, *температурную* и *болевую чувствительность, проприоцептивный анализатор,* или мышечное *чувство,* следящее за изменением положения и движения суставов и мышц, а также висцеральный анализатор, позволяющий получить информацию о состоянии внутренних органов.

Кожный анализатор

С помощью кожного анализатора осуществляется связь организма с внешним миром.

Тактильная чувствительность

При раздражении тактильных рецепторов кожи возникает чувство прикосновения, щекотания, давления, вибрации.

Рецепторы, воспринимающие прикосновение, – это тельца *Мейснера,* расположенные в глубоком сосочковом слое кожи, а также свободные окончания нервных волокон, локализованных вдоль мелких сосудов, и тонкие нервные волокна, оплетающие волосяную сумку (на участках кожи с волосяным покровом). Тельца Мейснера относятся к быстроадаптирующимся рецепторам. Самое большое количество таких рецепторов располагается на открытых участках тела, принимающих участие в познании внешнего мира: кончики пальцев рук, ладонные поверхности кисти, кончик языка, подошвы ног, кайма нижней губы.

За чувство давления отвечают *диски Меркеля* – рецепторные образования, расположенные небольшими группами в глубоких слоях кожи и слизистой. Они реагируют на прогибание эпидермиса под действием механического стимула и медленно адаптируются при длительном действии раздражителя.

Рецепторами, реагирующими на вибрацию, являются тельца *Фатера-Пачини.* Они находятся на участках кожи, не покрытой волосами: в слизистой оболочке, в жировой ткани подкожных слоев, в суставных сумках и сухожилиях и относятся к очень быстро адаптирующимся рецепторам. Тельца Фатера-Пачини – это детекторы коротких механических воздействий. Ощущение вибрации возникает при многократном раздражении капсулы тельца Фатера-Пачини. Последняя деформируется и действует на нервное окончание, расположенное в сердцевине тельца Фатера-Пачини. При этом в нервном окончании возникает генераторный потенциал. Тельце Фатера-Пачини реагирует на довольно высокочастотное раздражение – 40–1000 Гц с максимальной чувствительностью 300 Гц. Выше 500 Гц ощущение давления или уменьшается, или полностью исчезает.

Для появления ощущения вибрации необходимо вовлечение в процесс нескольких телец Фатера-Пачини. В этом случае потенциалы действия нервных волокон этих рецепторов дадут ощущение вибрации.

За чувство щекотания отвечают свободные неинкапсулированные нервные окончания, расположенные в поверхностных слоях кожи. Они информируют как о наличии стимула, так и о его передвижениях по коже.

Проводящие пути тактильного анализатора

Большинство механорецепторов кожи посылают импульсы в спинной мозг по волокнам типа А, а рецепторы щекотки – по С-волокнам. Пройдя через задние корешки в задние столбы, импульсы переключаются на интернейроны спинного мозга (второй нейрон, первый находится в спинальном ганглии) той же стороны. Далее по восходящим путям в составе задних столбов они достигают ядер Голля и Бурдаха, находящихся в продолговатом мозге (третий нейрон). Затем через медиальную петлю импульсы поступают в вентробазальные ядра (специфические зрительного бугра (четвертый нейрон) и далее в первую и вторую соматосенсорные зоны коры противоположного полушария (задняя центральная извилина).

Пороги тактильных ощущений

Тактильное ощущение можно получить в наиболее чувствительных тактильных точках, расположенных на кончиках пальцев, губах, кончике носа. *Порог тактильного ощущения* – это минимальная сила тактильного раздражения, при которой возникает первое тактильное ощущение. Для его определения используют специальный набор волосков (прибор Фрея). С помощью *эстезиометрии* определяют пространственный порог различения – это минимальное расстояние между двумя точками (рецепторами), на котором два одновременно приложенных раздражителя воспринимаются как раздельные. Так, на кончике пальцев, языка и губе он равен 1–3 мм, что свидетельствует о высокой чувствительности этих областей тела. На менее чувствительных поверхностях кожи – на спине, плечах, бедрах пространственное различение составляет 50–100 мм.

Температурная чувствительность. Информация об изменениях температуры окружающей среды поступает в организм благодаря терморецепторам, расположенным в различных участках кожи, особенно на коже головы (лица) и шеи, а также во внутренних органах (желудке, матке, дыхательных путях, мочевом пузыре), в скелетных мышцах, кровеносных сосудах, центральной нервной системе (гипоталамусе, коре больших полушарий, ретикулярной формации, спинном мозге).

Различают два вида кожных рецепторов: холодовые и тепловые. К холодовым рецепторам относят колбы Краузе, тепловым – тельца Руффини. Холодовые рецепторы располагаются под эпидермисом на глубине 0,17 мм от поверхности кожи, всего их около 250 тыс. Тепловые рецепторы залегают глубже – на расстоянии 0,3 мм от поверхности кожи в верхнем и нижнем слоях собственно кожи и слизистой. Их меньше, чем холодовых – около 30 тыс.

На 1 см^2 тыльной поверхности кисти руки у жителей, живущих в средней полосе России, приходится 11–13 Холодовых и 1–2 тепловых рецептора. У Холодовых рецепторов постоянная импульсация наблюдается

в диапазоне от 41 до 10°С, а оптимальная чувствительность – в пределах от 15 до 30°С. Тепловые рецепторы реагируют постоянной частотой ПД в диапазоне от 20 до 50°С с оптимальной чувствительностью в пределах 34–42°С. Это *статическая реакция* рецепторов. Изменения температуры на 0,2°С вызывают изменения импульсации рецепторов в сторону ее уменьшения или увеличения. Такая реакция терморецепторов называется *динамической.*

В диапазоне от 30 до 36°С происходит полное исчезновение ощущений холода или тепла – это зона комфорта, или нейтральная зона. Если повысить или понизить температуру выше или ниже этой зоны, то появляется ощущение тепла или холода.

При небольших отклонениях температуры и длительном действии температурного фактора определенной величины развивается медленная частичная адаптация. Большие отклонения температуры внешней среды замедляют развитие адаптации.

Импульсы от холодовых рецепторов поступают в спинной мозг по миелинизированным волокнам типа А-дельта, а от тепловых – по немиелинизированным волокнам типа С. Там находятся вторые нейроны, от которых начинается спиноталамический тракт, перекрещивающийся в каждом сегменте спинного мозга и заканчивающийся в вентробазальных ядрах зрительного бугра. Часть температурной информации поступает в сенсомоторную зону коры больших полушарий, а часть – в гипоталамические центры терморегуляции.

В коре и лимбической системе формируется ощущение тепла, холода или температурного комфорта. Ощущение температурного комфорта можно получить, если в условиях высокой температуры окружающей среды поместить тело в прохладную воду, например при летнем купании. Можно получить парадоксальное ощущение холода, если «молчащие» при температуре 40°С холодовые рецепторы быстро нагревать до температуры выше 45°С.

Висцеральный анализатор

Висцеральная чувствительность, или *интероцепция,* отвечает за восприятие раздражений внутренней среды организма и обеспечивает рефлекторную регуляцию и координацию работы внутренних органов. Рецепторы интероцептивного анализатора по функциональному назначению делят на *механорецепторы, хеморецепторы, осморецепторы* и *терморецепторы.*

К *механорецепторам* относятся рецепторы, реагирующие на механические раздражения – растяжение и деформацию стенок внутренних органов (мочевого пузыря, желудка, сердца), барорецепторы кровеносных сосудов, принимающие участие в регуляции уровня кровяного давления.

Хеморецепторы – это все тканевые рецепторы, воспринимающие различные химические раздражители; рецепторы аортальной и синокаротидной рефлексогенных зон, ответственные за изменения химического состава омывающей их крови, слизистых оболочек пищеварительного тракта и

органов дыхания; рецепторы серозных оболочек, гипоталамуса, продолговатого мозга.

Для *осморецепторов* адекватным стимулом являются изменения осмотического давления внутренней среды и концентрации осмотически активных веществ в крови и внеклеточной жидкости. Осморецепторы располагаются в интерстициальной ткани вблизи капилляров, их много в гипоталамусе. Так, недостаточное потребление пищи или воды вызывает раздражение глюкозных рецепторов или осморецепторов. В результате возникает ощущение голода или жажды.

Терморецепторы воспринимают изменения температуры внутренней среды организма и локализованы в основном в верхних отделах пищеварительного тракта, органах дыхания, гипоталамусе.

Интероцепторы представлены в организме свободными нервными окончаниями и специализированными инкапсулированными рецепторами, например тельцами Фатера-Пачини.

Афференты от висцеральных рецепторов проходят в общих стволах с волокнами вегетативной нервной системы, в составе языкоглоточного, блуждающего, чревного и тазового нервов. Первые нейроны расположены в чувствительных ганглиях, вторые – в спинном и продолговатом мозге, третьи – в заднемедиальном ядре зрительного бугра.

Корковый отдел висцерального анализатора находится в соматосенсорной и орбитальной областях коры больших полушарий.

Проприоцептивный анализатор

Так называемое «мышечное чувство» формируется при изменении напряжения мышц, их оболочек, суставов, связок, сухожилий. Различают три типа проприоцепции: *чувство позы* или ощущение положения конечностей и ориентация их частей относительно друг друга *чувство движения,* когда проприоцепторы воспринимают как направление, так и скорость движения при изменениях угла сгибания в суставе. При этом человек осознает все виды движений в суставе; *чувство силы,* оцениваемое самим человеком и необходимое для поднятия груза или его перемещения в пространстве.

Проприорецепторы находятся в мышцах, связках, сухожилиях, суставных сумках, фасциях. Это первичночувствующие рецепторы: мышечные веретена, тельца Гольджи, Фатера-Пачини, свободные нервные окончания.

Мышечные веретена – это высокоспециализированные инкапсулированные мышечные волокна, снабженные афферетными и эфферентными нервными волокнами. В состав веретена входят *интрафузальные мышечные волокна.* В центре каждого волокна располагается ядерная сумка, содержащая первичные рецепторы или спиралевидные окончания чувствительных нервов. По обе стороны от ядерной сумки в миотрубке находятся вторичные рецепторы. На интрафузальном мышечном волокне заканчиваются эфферентные нервные волокна, относящиеся к типу гамма-волокон. Последние являются аксонами *гамма-мотонейронов,* расположенных в спинном мозге.

Возбуждение гамма-мотонейронов приводит к сокращению интрафузальных мышечных волокон и уменьшению длины мышечного веретена. Сокращение скелетной мышцы поддерживается за счет активации гамма-эфферентов, а интрафузальное мышечное волокно постоянно следит за состоянием *экстрафузальных мышечных волокон* и всей скелетной мышцы, даже если она сокращена. Это позволяет держать скелетные мышцы в состоянии постоянного тонуса и сохранять определенную позу тела.

Тельца Гольджи находятся в сухожилиях и представляют собой гроздевидные чувствительные окончания. При мышечном сокращении они испытывают действие натяжения и контролируют силу мышечного сокращения или напряжения.

Первые нейроны проводникового отдела проприоцептивного анализатора располагаются в спинальных ганглиях. Аксоны нервных клеток в составе пучков Голля (нежного) и Бурдаха (клиновидного) через задние столбы достигают соответствующих ядер продолговатого мозга, где располагаются вторые нейроны. Далее после перекреста в составе медиальной петли доходят до третьих нейронов, расположенных в вентральном заднелатеральном и заднемедиальном ядрах зрительного бугра, откуда информация поступает в соматосенсорную область коры и область сильвиевой борозды (C_1-C_2). Благодаря вышеописанному специфическому пути осознается положение мышцы.

Импульсы от проприорецепторов идут и по неспецифическому пути. Направляясь к таламусу, информация поступает в ретикулярную формацию, от нее – к неспецифическим ядрам зрительного бугра, а затем диффузно ко всем участкам коры больших полушарий.

Болевая чувствительность

Боль можно назвать шестым чувством, кроме основных пяти: зрения, слуха, вкуса, обоняния и осязания, благодаря которым организм получает необходимую информацию об окружающем мире. Боль дополняет каждое из пяти основных чувств, но в то же время остается самостоятельной и независимой от них. Ее главная особенность состоит в том, что она сообщает о внешних и внутренних повреждениях, хотя и является неприятным, тягостным, мучительным чувством. «Боль, – по выражению древних греков, – это сторожевой пес здоровья», постоянный союзник и помощник врача. Именно боль учит человека осторожности и сигнализирует о болезни. По мнению Ч. Шеррингтона, боль «в корне целесообразна», но до тех пор, пока она предупреждает о нарушении целостности организма. Как только информация учтена, а боль превращается в страдание, ее необходимо выключить.

Согласно формулировке Международного комитета экспертов «боль – это неприятное сенсорное и эмоциональное переживание, связанное с истинным или потенциальным повреждением ткани». По определению П.К.Анохина, «боль – это интегративная функция организма, которая мобилизует

различные функциональные системы организма для его защиты от вредоносных факторов».

Проблема боли имеет три основных аспекта. Избавление человека от болей – это проблема врачей, фармацевтов, научных работников, т.е. *медицинская проблема.*

Боль изменяет психику человека, его поведение в обществе, приводит к его дезорганизации, это – социальная *проблема.* И, наконец, боль – причина нетрудоспособности, а это уже *экономическая проблема.*

Боль называют ноцицепцией (повреждением), а болевые рефлексы – ноцицелтивньгми. Последние отличаются от других рефлексов, во-первых, тем, что они вызывают *двигательную активность,* направленную на устранение вредоносного фактора. Во-вторых, ноцицептивные рефлексы всегда сопровождаются *отрицательными эмоциями.* В-третьих, они *доминируют* в деятельности организма над всеми и остальными рефлексами.

Типы боли

Боль делят на: соматическую и висцеральную. Соматическая боль может быть *поверхностной,* если она возникает в коже, или *глубокой* – если в мышцах, костях, суставах или соединительной ткани.

Поверхностная боль бывает *эпикритической,* или ранней, острой, быстрой, локализованной, предупреждающей и быстро-адаптирующейся (например, укол иглой под ногтем), а также *протопатической,* которая следует за ранней. Это поздняя, тупая, нелокализованная, длительная, напоминающая и неадаптирующаяся боль.

Глубокая соматическая боль – тупая, трудно локализованная, иррадиирующая в окружающие ткани.

Висцеральная боль возникает во внутренних органах, например, боли в сердце при нарушении коронарного кровообращения, почечная колика при растяжении почечной лоханки.

Зуд – это малоизученный тип кожного ощущения, который может переходить в боль при действии ряда вызывающих зуд стимулов высокой интенсивности.

Блокада ноцицептивных путей приводит к исчезновению зуда, кроме того, болевые точки совпадают с точками зуда. Это ощущение можно вызвать внутрикожной инъекцией *гистамина,* который относят к *алгогенам,* т.е. веществам, вызывающим боль.

Выделяют две основные причины болевых ощущений. Первая – это *нарушение целостности покровных оболочек* (кожи), при этом чаще всего возникает соматическая боль. Вторая причина – изменение *уровня кислородного обеспечения,* гипоксия тканей и как следствие – накопление H^+ ионов, которое улавливается рецепторами того органа, в котором нарушено кровообращение (например, боли в сердце при ишемии миокарда).

Защитные реакции организма в ответ на боль

Болевые раздражители вызывают ряд рефлекторных соматических и вегетативных реакций.

1. Повышение мышечной активности и тонуса мускулатуры, а также принятие мер по устранению повреждения.
2. Активация симпатоадреналовой системы, трофики и кислородного обеспечения тканей.
3. Увеличение минутного объема дыхания, частоты дыхания.
4. Увеличение частоты сердечных сокращений, повышение артериального давления, расширение зрачков.
5. При повреждении кожи – увеличение содержания протромбина, тромбоцитов, лейкоцитов. Выработка антител, восстановление целостности кожных покровов.

Ноцицепторы

Относительно болевых рецепторов существуют две теории. Согласно *«теории специфичности»* М.Фрея боль воспринимают специализированные рецепторы – *ноцицепторы,* с очень высоким порогом, отвечающие лишь на повреждающие или грозящие повреждением стимулы и несущие информацию по своим специализированным проводящим путям.

Другая *«теория интенсивности»* отрицает наличие специализированных ноцицепторов, а болевое ощущение может быть вызвано надпороговым температурным или тактильным раздражителями.

К ноцицепторам относят свободные немиелинизированные нервные окончания, образующие сплетения вокруг органов, в коже и мышцах. На 1 см^2 поверхности кожи приходится 100–200 болевых рецепторов.

По механизму возбуждения они делятся на *механоноцицепторы* и *хемоноцицепторы.* Механоноцицепторы связаны преимущественно с афферентными тонкими миелинизированными волокнами типа А-дельта со скоростью проведения импульсов от 2,5 до 20 м/с. Деполяризация мембраны механоноцицепторов происходит в результате ее механического смещения.

Хемоноцицепторы деполяризуются при воздействии химических веществ (алгогенов). Они реагируют на изменения кровообращения в тканях и посылают информацию по тонким немиелинизированным нервным волокнам типа С со скоростью проведения возбуждения до 2 м/с.

Волокна типа А-дельта проводят быструю, острую предупреждающую боль, а волокна типа С – медленную, тупую, напоминающую.

Проводящие пути болевой чувствительности

Первый нейрон находится в чувствительных ганглиях, аксоны этих нейронов вступают в спинной мозг через задние корешки спинного мозга и подходят к вставочным нейронам (второй нейрон) и желатинозной субстанции. Далее импульсы проводятся двумя путями: *специфическим (лемнисковым.)* и *неспецифическим (экстралемнисковым)*. Специфический путь проходит в составе перекрещенного в каждом сегменте спиноталамического

тракта до специфических ядер таламуса (третий нейрон) и заканчивается в соматосенсорной области коры (зоны C_1–C_2). Неспецифический путь – спиноретикулярный – от вставочного нейрона спинного мозга идет в ядре ретикулярной формации продолговатого мозга (третий нейрон) и в неспецифическом ядре таламуса (четвертый нейрон) и оттуда во все отделы коры больших полушарий.

В проведении болевых ощущений участвуют также спиномезенцефалический и спиноцервикальный тракты.

По коллатералям от проводящих путей болевая информация поступает в лимбическую систему, гипоталамус, обусловливая вегетативный и эмоциональный компоненты боли.

Кора больших полушарий – зона С, отвечает за тонкий дискриминационный анализ болевого раздражения, а зона C_2 – за осознание болевого ощущения и выработку программы действия. Лобная кора формирует мотивацию избавления от боли. Операция удаления лобной коры приводит к безразличному отношению к боли. Теменные доли коры отвечают за психогенную окраску боли. Механизм появления болевых ощущений объясняется гипотезой «ворот», предложенной в 1965 г. Р.Мелзаком, согласно которой на уровне спинного мозга, скорее всего в области желатинозной субстанции, а также, вероятно, в таламусе имеется скопление тормозных нейронов, препятствующих прохождению ноцицептивных импульсов по спиноталамическому тракту. Если поток этих импульсов превышает некоторый критический уровень, то человек ощущает боль.

Гуморальная регуляция боли

Медиаторы: ацетилхолин, адреналин, норадреналин, серотонин активируют хемоноцицепторы. Ацетилхолин вызывает жгучую боль при подкожном введении или при накапывании на слизистую оболочку. Эта боль длится, как правило, 15–45 мин и может быть устранена М-холиноблокатором – *атропином.* Адреналин и норадреналин были обнаружены в большом количестве в моче больных инфарктом миокарда. Серотонин относят к модуляторам боли.

Алгогенами является ряд биологически активных веществ: *гистамин,* который называют медиатором боли, *брадикинин,* выделяющийся в нервных окончаниях сердечной мышцы у больных с ишемией миокарда, *каллидин, простагландины, субстанция Р* – вызывает жгучую боль, находится в яде змей, пчел, скорпионов, была найдена в большом количестве в задних корешках спинного мозга. Ее также относят к медиаторам боли. Вызывают боль при подкожном введении *вазопрессин, окситоцин, соматостатин, глутамат*, а также *ионы* K^+ и *водорода*.

Отраженная боль

Ноцицептивная стимуляция внутреннего органа вызывает болевое ощущение не только в нем самом, но и в поверхностных и удаленных от данного органа частях тела. Это *отраженная боль.* Она возникает

в результате конвергенции на одном и том же инернейроне спинного мозга афферентных волокон от определенного участка кожи и внутреннего органа, в котором имеет место ноцицептивное воздействие. Кроме того, ноцицептивные афференты в пределах одного и того же сегмента спинного мозга образуют коллатерали, при этом одно и то же волокно иннервирует и внутренний орган, и определенный участок кожи, а боль будет проявляться в соответствующем дерматоме (зоны Захарьина-Геда). Так, например, боли в сердце отражаются в левую лопатку и левое плечо. Действуя на активные точки в пределах зоны на поверхности кожи, можно снять боли в органе. На этом основан метод акупунктуры (иглоукалывания).

Фантомная боль

Боль в утраченной конечности, появляющаяся после ее ампутации, называется *фантомной болью.* Эта боль возникает чаще всего у тех больных, которые ее испытывали еще до ампутации. Причина ее возникновения – создание очага патологического возбуждения в таламических ядрах, отвечающих за боль, и в коре больших полушарий. Запускают эту боль, вероятно, или медиатор боли, накопившийся в культе перерезанного нерва, или рубец, вызывающий раздражение конца нерва в культе. Примером фантомных болей могут быть также боли, возникающие в лунке удаленного зуба.

Повреждающие факторы, рецепция и изменение ощущений

К факторам, изменяющим пороги поверхностных соматических ощущений, относятся повреждения кожных покровов, нарушение целостности чувствительных волокон соматических нервов, патологические изменения в проводящих путях и центрах соматической системы, анестезия. Абсолютные пороги ощущений прикосновения или давления, а также пространственные дифференциальные пороги ухудшаются при снижении кровотока и венозном застое в коже, охлаждении кожных покровов, общей усталости.

Температурные ощущения, которые определяются активностью терморецепторов, в различных областях тела изменяются в зависимости от его температуры и температуры окружающей среды. Нарушения температурной чувствительности в определенных участках кожи являются одним из способов диагностики повреждения спинно-мозговых проводящих путей. Обычно температурные ощущения нарушаются сочетано с болевыми. При этом тактильная чувствительность и проприоцепция могут быть не изменены.

Проприоцепторы, расположенные в мышцах, сухожилиях и суставах и обеспечивающие определение положения конечностей и тела в пространстве, вместе с механо- и терморецепторами входят в систему восприятия трехмерного осязаемого мира. Она нарушается при патологии мышц, затрагивающей мышечные рецепторы, сигнализирующие о положении и движении отдельных частей организма, равно как и при патологии рецепторов суставов, кожи и соединительной ткани.

Восприятие боли нарушается, когда нерв, в котором проходят ноцицептивные волокна, блокирован механическим сжатием, местноанестезирующим

препаратом или подвергается электрическому, механическому или химическому воздействию.

Основные нарушения соматосенсорных показателей при различных очагах поражения представлены в таблице 4. Проблемы компенсации функций соматовисцеральной системы обычно решаются с помощью различных внешних воздействий – физических, фармакологических и хирургических, направленных на устранение основного повреждающего фактора.

Таблица 4 – Нарушения сенсорных показателей соматовисцеральной системы при различной локализации патологического процесса

Уровни поражения	Причины нарушений	Симптомы
Соматические пороги чувствительности и сочетанность их изменений		
Рецепторно-нервный аппарат	Невриты или травмы изолированных веточек нерва, травма проводниковых путей	Локальное повышение (гипостезия) или снижение (гиперстезия) абсолютного порога прикосновения и давления. Изменение порогов ниже расположения патологического очага
Вход в спинной мозг	Повреждение задних корешков	Повышение порогов мышечной чувствительности, сохранение тактильной и температурной чувствительности
Спинномозговые структуры	Патологические изменения задних и (или) боковых рогов	Сегментарные изменения порогов. Потеря температурных ощущений и боли, при сохранении прикосновения и давления на одной стороне тела
	Патология передней комиссуры (сирингомиелия)	Потеря температурных ощущений и боли, при сохранении прикосновения и давления на обеих сторонах тела
Продолговатый мозг, варолиев мост	Поражения наружной части моста и лемниска (например, тромбоз нижней мозжечковой артерии)	Снижение тактильной чувствительности небольшое. Снижение температурной чувствительности туловища и конечностей на противоположной очагу стороне, при сохраненной тактильной и кинестетической чувствительности
	Патология тригеминального тракта (сирингобульбия)	Потеря чувствительности тепла, холода, боли в области иннервации тройничного нерва
Таламус	Патологические процессы в латеральной области таламуса	Снижение болевой чувствительности, нелокализованные боли с длительным последствием. Таламические боли
Кора большого мозга	Патологические процессы в области задней центральной извилины, передней части височной области	Снижение болевой чувствительности (гипостезия) на ограниченных участках туловища и конечностей
Вибрационная чувствительность (восприятие ритма)		
	Функциональные расстройства	Нарушение порога восприятия ритма

Рецепторы, центры мозга	Поражения теменных отделов коры	Повышение дифференциальных порогов восприятия ритма
Пространственное восприятие		
Периферия и центральные отделы	Изменения функционального состояния, органические расстройства	Увеличение порога пространственного различения двух точек на коже
Восприятие объема и формы объекта		
Корковые зоны	Патология теменной доли	Нарушение способности к формированию образа

ГЛАВА 5
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ДВИЖЕНИЯ

Лекция 14
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ДВИЖЕНИЯ

1. Характеристика основных форм двигательной активности человека. Виды движений.
2. Двигательные качества человека.
3. Основные формы нарушений двигательной активности

1. Характеристика основных форм двигательной активности человека

Движение, или двигательный акт (от лат. actus – движение, действие) – это перемещение всего организма или отдельных его частей. Для более точного выражения процесса было предложено активное перемещение всего организма в пространстве из одного положения в другое на расстояния, значительно превышающие размеры тела, называть *локомоциями,* а перемещение отдельных частей организма – *рабочими движениями*, или *манипуляционными движениями*

Виды, или классификация, движений. Одним из первых, кто попытался классифицировать все виды движений, был английский невропатолог Х. Джексон. В начале XX века он предложил классификацию всех двигательных актов от «полностью автоматических» до «совершенно произвольных». В.С. Гурфинкель и Ю.С. Левик (1998), отмечая многообразие движений человека, предлагают выделять такие основные типы двигательной активности как:

1) обеспечение позы и равновесия,
2) локомоция, т.е. перемещение тела в пространстве,
3) произвольные движения.

Т.М Марютина и О.Ю. Ермолаев (1998) выделяют два основных вида двигательных функций:

– поддержание положения тела в пространстве (позы) и

– собственно движение.

Оба вида движений, по их мнению, сложно разделить, так как движение невозможно совершить без одновременного удержания позы, а удержание позы невозможно без совершения движения. Авторы предлагают в основу классификации движений положить конкретные целевые функции, которые выполняет двигательная система. По их мнению, таких функций четыре:

1) поддержание определенной позы;

2) ориентация на источник внешнего сигнала для его наилучшего восприятия;

3) перемещение тела в пространстве;

4) манипулирование внешними вещами или другими телами.

В настоящее время используют следующую классификацию движений и двигательных актов.

Классификация движений и двигательных актов.

А. Пассивные движения.

Б. Активные движения:

1. Движения, обеспечивающие вегетативные функции, в том числе дыхательные, жевательные, глотательные, чихательные, кашлевые, рвотные, дефекационные, мочеиспускательные, фрикционные и другие (непроизвольные и произвольные).

2. Движения, обеспечивающие позу и равновесие, а также ориентацию тела в пространстве и установку органов чувств с целью оптимального восприятия внешнего стимула, в том числе ориентационные движения (непроизвольные и произвольные).

3. Движения, обеспечивающие локомоции и произвольные двигательные акты:

а) простые движения

б) сложные движения искусственные

в) сложные движения естественные, или натуральные, в том числе ходьба, бег, рабочие (или трудовые, манипуляционные, мышечные) движения, спортивные движения.

4. Движения, обеспечивающие устную (фонацию и артикуляцию) и письменную речь

В. Патологические движения и ощущения движений:

1. Непроизвольные движения, или гиперкинезы, наблюдаемые при патологии двигательных систем мозга (например, миоклония, гемибализм, торсионный спазм).

2. Фантомные движения, т.е. мнимые движения, ощущаемые больным в ампутированной конечности.

Пассивные и активные движения. В зависимости от участия в движении скелетных мышц различают пассивные и активные движения. *Пассивные* движения возникают в результате внешних механических усилий, например, в эксперименте на животных такие движения могут осуществляться экспериментатором, а в клинике – врачом при оценке функционального состояния двигательных систем мозга. В идеальном случае пассивные движения должны происходить без участия мышечных элементов передвигаемой конечности или другой части тела. *Активные* движения – это движения, обусловленные деятельностью мышц. Данный термин применяется для противопоставления пассивным движениям.

Произвольные и непроизвольные движения. По участию сознания в осуществлении движений, различают

– *непроизвольные* (автоматические, автоматизированные) (синонимы – волевые, сознательные, рабочие, трудовые, мышечные, манипуляционные) – это целенаправленные движения, осуществляемые под контролем сознания и воли и совершаемые как в процессе труда, так и в повседневной жизни.

– *произвольные* движения. С одной стороны, он обозначает движения, реализуемые на уровне спинальных или подкорковых структур мозга, т.е. безусловные двигательные рефлексы. С другой стороны, этот термин относится и к произвольным движениям, которые в процессе тренировки (упражнения) стали выполняться с минимальным участием сознания.

Рабочие движения (синонимы – мышечные, трудовые, манипуляционные движения). Как вариант произвольных движений рассматривается такое понятие как «мышечные движения». Он означает движения в суставах, а также фиксацию положений тела или его частей, выполняемых благодаря работе мышц и входящих в структуру произвольных двигательных актов. Мышечные движения являются элементом всех поведенческих реакций, а у человека – всех видов трудовой деятельности и физического воспитания. Управление мышечными движениями осуществляется высшими отделами мозга и (за некоторым исключением) является результатом научения, т.е. вырабатывается в индивидуальном опыте.

К термину «мышечные движения» близко понятие как «трудовые движения». Это условное обозначение элементов трудового действия, т.е. комплекса трудовых движений и мыслительных актов, в процессе выполнения которых достигается осознанная цель, не разлагаемая на более простые цели.

Термин *«манипуляторные движения»* используется для обозначения тех произвольных движений, которые обусловлены мотивацией. Эти движения решают такие задачи как

1) выбор ведущего мышечного звена;
2) компенсация внешней нагрузки;
3) настройка позы;
4) соотнесение координат цели и положения собственного тела.

Отличительной чертой манипуляторных движений является их зависимость от центральной программы, поэтому ведущую роль в их осуществлении играют фронтальная кора, базальные ганглии и мозжечок. Ведущая роль в программировании быстрых манипуляторных движений принадлежит мозжечковой системе, а в программировании медленных – базальным ганглиям.

Ориентационные движения – это движения, связанные с ориентацией тела в пространстве и с установкой органов чувств в положение, которое обеспечивает наилучшее восприятие внешнего стимула. Примером ориентации тела в пространстве может служить функция поддержания равновесия. Пример установки органов чувств – это движения, выполняемые, в основном, глазодвигательными мышцами, которые способствуют фиксации взора, т.е. фиксации изображения неподвижного или движущегося предмета в наиболее чувствительном поле сетчатки.

Дыхательные и другие движения, обеспечивающие вегетативные функции. Дыхание – это периодические сокращения и расслабления дыхательных мышц, приводящие к изменению объема грудной клетки и степени наполнения легкого воздухом. Эти движения могут быть автоматическими и произвольными. Жевательные, глотательные, чихательные, кашлевые, рвотные, дефекационные, мочеиспускательные, фрикционные и другие движения – это движения, реализуемые с участием соответствующей скелетной мускулатуры.

Ходьба и бег. *Ходьба* является наиболее распространенной формой локомоций человека, за счет которой происходит перемещение тела в пространстве из одного положения в другое. Ходьба совершается за счет затраты определенного количества энергии (в среднем, до 2–3 ккал/мин). Развиваемые при этом мышечные усилия должны преодолеть силу тяжести, сопротивление окружающей среды и силы инерции самого тела. Кроме того, при ходьбе организму необходимо постоянно поддерживать равновесие, а также учитывать характер и рельеф местности.

Ходьба относится к циклическим двигательным актам, при которых последовательные фазы движения периодически повторяются. Условно цикл ходьбы подразделяют на периоды и фазы.

Для каждой ноги выделяют две фазы шага – *фазу опоры и фазу переноса. В фазу опоры* нога контактирует с опорой. Эта фаза начинается с момента соприкосновения пятки с опорой, нога при этом полностью разогнута. Вфазу опоры происходит перекатывание стопы с пятки на носок и этому процессу соответствует два динамических толчка – передний и задний. Передний толчок возникает при переносе нагрузки на опорную ногу, а задний – при отталкивании ноги от опоры.

В фазу переноса нога находится в воздухе. Считается, что движение ноги в эту фазу осуществляется в основном за счет сил инерции (подобно двухзвенному маятнику).

В каждом цикле ходьбы выделяют четыре периода – два одноопорных и два двухопорных. В одноопорном периоде одна нога находится в фазе опоры, другая - в фазе переноса, в двухопорном периоде обе ноги находятся в фазе опоры, но в этот период происходит перенос нагрузки с находящейся на опоре ноги, которая расположена позади, на поставленную на опору переднюю ногу.

Ходьба является результатом взаимодействия мышечных (мышцы стопы, голени, бедра, тазового пояса, спины) и немышечных сил. Наибольшая активность мышц наблюдается в фазу опоры. При этом за счет одновременной активности сгибателей и разгибателей нога становится опорной, способной нести вес тела.

В процессе ходьбы мышцы сокращаются в разных режимах – в изотоническом (концентрическом и эксцентрическом) и в изометрическом. Так, концентрический режим (укорочение мышцы) характерен для мышц, осуществляющих подошвенное сгибание стопы в опорном периоде. Эксцентрический режим (удлинение мышцы характерен для передней большеберцовой мышцы во время «прислаивания» стопы в фазе опоры, что обеспечивает плавность опускания ноги на опору, а также для сгибателей коленного сустава, тормозящих разгибание в конце переносного периода. Изометрический режим (сокращение мышц без изменения длины) характерен для мышц тазобедренного сустава во время переката через пятку. В фазу переноса ноги движение имеет баллистический характер, т.е. соответствующая мышца активна лишь в начале перемещения звена, а затем движение продолжается по инерции.

Ходьба человека характеризуется походкой, т.е. присущими ему особенностями перемещения по поверхности. Походка оценивается способом распределения во времени циклических движений конечностей, длительностью опорной фазы и последовательностью перемещения опорных конечностей.

Изучение физиологических механизмов, участвующих в регуляции двигательной активности при ходьбе и беге, показали, что в спинном мозге имеется группа нейронов, выполняющих функции центрального генератора шагания. Полагают, что этот генератор отвечает за автоматическое чередование периодов возбуждения и торможения альфа-мотонейронов мышц нижних конечностей. Этот генератор состоит из генератора для правой конечности и генератора для левой конечности. В состав каждого из этих генераторов, вероятно, входят генераторы для мышц, управляющих соответственно тазобедренным, коленным и голеностопным суставами. В свою очередь центральный генератор шагания находится под непрерывным контролем высших двигательных центров. Благодаря такому контролю происходит запуск и остановка ходьбы, поддерживается необходимая скорость передвижения, осуществляется ее коррекция, движение соразмеряется с условиями среды, а также обеспечивается поза, соответствующая различным

условиям передвижения. В этом процессе важная роль принадлежит мозжечку, который обеспечивает коррекцию и точность постановки конечностей на основе сравнения информации о работе спинального генератора и реальных параметров движений. Предполагается, что мозжечок программирует каждый следующий шаг на основе информации о предыдущем.

Бег отличается от ходьбы тем, что нога, которая находится позади, отталкивается от опоры раньше, чем другая опускается на эту опору. Поэтому при беге имеется безопорный период, или период полета. В беге благодаря большим, чем при ходьбе, скоростям перемещения, более значительную роль играют баллистические компоненты движения - перемещение звеньев ноги по инерции.

Спортивные движения (упражнения) и их классификация. Спортивные движения представляют собой сложные произвольные искусственные движения, часть из которых выполняется в условиях дефицита времени или при наличии специально создаваемых больших внешних нагрузок. В физиологии спорта принята классификация этих движений, в основу которой положены такие признаки как объем активной мышечной массы, тип мышечных сокращений, сила и мощность мышечных сокращений, а также величина энерготрат.

В зависимости от объема работающих мышц выделяют:

– локальные. При локальных нагрузках активируется не более 1/3 всей мышечной массы тела. Примером локальных упражнений являются стрельба из пистолета, некоторые гимнастические упражнения.

– регионарные. При регионарных упражнениях активируется 1/3–2/3 мышц тела. Примером служат гимнастические упражнения, выполняемые только мышцами рук или пояса верхних конечностей.

– глобальные нагрузки, или движения. При глобальных нагрузках используется более 2/3 всей мышечной массы. Примером таких упражнений являются легкоатлетический, лыжный и конькобежный бег, гребля, езда на велосипеде. Большинство спортивных упражнений относится к категории глобальных.

В соответствии с типом сокращения основных мышц, осуществляющих выполнение заданной работы, выделяют:

– статические нагрузки. Статические нагрузки направлены на сохранение фиксированной позы. Пример - отдельные гимнастические упражнения, стойка стрелка.

– динамические нагрузки. Динамические нагрузки проявляются в постоянной смене активности мышц. Пример - спортивная ходьба, бег, плавание.

По величине энерготрат, т.е. по мощности развиваемой человеком во время выполнения различных видов спортивных упражнений все виды спортивной деятельности подразделяют на: легкую, умеренную, тяжелую и очень тяжелую.

Но, чаще в физиологии спорта принято все виды спортивных нагрузок *в зависимости от мощности работы* разделять на:

– анаэробные нагрузки.

– аэробные нагрузки.

Анаэробные нагрузки – это упражнения, при выполнении которых ресинтез АТФ (основного энергетического источника) происходит за счет расщепления креатинфосфата до креатина и фосфата или за счет окисления глюкозы до молочной кислоты. При выполнении аэробных нагрузок ресинтез АТФ идет за счет окислительного фосфорилирования, т.е. за счет расщепления глюкозы и других источников энергии в цикле Кребса до углекислого газа и воды в присутствии кислорода.

Анаэробные нагрузки подразделяются на:

– упражнения максимальной мощности (рекордная, или предельная, продолжительность их не превышает 10 с, предельная мощность достигает 120 ккал/мин),

– околомаксимальной мощности (20–50 с, 100 ккал/мин);

– субмаксимальной мощности (60–120 с, 40 ккал/мин).

Аэробные нагрузки подразделяются на 5 видов. Среди них:

- нагрузки максимальной мощности (предельная продолжительность их выполнения составляет 3–10 мин, предельная мощность – 25 ккал/мин, предельное потребление кислорода составляет 95–100% от максимально возможного),
- нагрузки околомаксимальной мощности (10–30 мин, 20 ккал/мин, 85–90%),
- нагрузки субмаксимальной мощности (30–120 мин, 17 ккал/мин, 70–80%),
- нагрузки средней мощности (120–1–40 мин, 14 ккал/мин, 55–65%),
- нагрузки малой мощности (более 240 мин, не более 12 ккал/мин, меньше 55%).

Ряд авторов использует иную классификацию упражнений по мощности, которая не дифференцирует способ ресинтеза АТФ. Например, В.И. Тхоревский (1994) приводит классификацию, которая выделяет упражнения:

- максимальной мощности (предельное время такой работы 20–30 с),
- субмаксимальной мощности (от 20–30 с до 3–5 мин),
- большой мощности (от 3–5 мин до 30–40 мин),
- относительно умеренной мощности (больше 30–40 мин).

В зависимости от характера изменений структуры движений во времени все виды спортивных упражнений делят на

– циклические – относят бег, езду на велосипеде, бег на лыжах и т.д. Для циклической работы характерно многократное повторение

стереотипных движений при относительно постоянной силе и скорости сокращения мышц.

– ациклические. При ациклических упражнениях (метания, прыжки, единоборства, гимнастические упражнения, спортивные игры и др.) постоянно меняются и характер двигательной активности, и мощность выполняемой работы.

2. Двигательные качества человека

Двигательные качества – это способность человека к выполнению определенного вида физических упражнений. В соответствии с приведенной выше классификацией спортивных движений (упражнений) выделяют силовые, скоростно-силовые и скоростные качества, а также выносливость (общую и специфическую) и координационные способности.

Силовые качества, или способности, – это способность напряжением мышц преодолевать механические и биомеханические силы, препятствующие действию, противодействовать им вопреки силе тяжести, инерции и сопротивлению внешней силы. Эти качества характеризуются такими показателями как максимальная статическая сила и максимальная произвольная сила (максимально поднимаемый груз).

Максимальная произвольная сила зависит от двух групп факторов: мышечных (периферических) и координационных (центральных).
Мышечные факторы – это механические условия действия мышечной тяги, исходная длина мышцы, площадь ее поперечного сечения, соотношение быстрых и медленных волокон в мышце. *Координационные факторы*, определяющие максимальную произвольную силу, – это центральные механизмы управления деятельностью мышц. Среди них выделяют механизмы внутримышечной координации и межмышечные координационные механизмы. Механизмы внутримышечной координации – это число возбуждаемых мотонейронов мышцы и синхронизация их импульсации во времени. Межмышечные координационные механизмы – это выбор необходимых для выполнения поставленной задачи мышц-синергистов и сопряженное торможение мышц-антагонистов. При тренировке силы мышц происходит умеренное повышение активности нейронов сенсорных и моторных центров, а также усиливаются внутри-центральные и корково-спинальные функциональные связи двигательных центров, что обеспечивает при выполнении силовых упражнений максимально возможное по числу вовлечение в работу двигательных единиц, а также улучшает центральные координационные процессы управления различными мышечными группами.

Скоростно-силовые качества, или мощность – это способность совершать движения в максимально короткое время с максимально возможной скоростью. С физической точки зрения эти качества характеризуются такими показателями как:

– импульс силы,

– максимальная динамическая сила,

– максимальная мощность.

Такие упражнения как прыжок в длину с места, прыжок в высоту с места, метание копья или диска отражают степень развития этих качеств. Эти качества необходимы для выполнения многих спортивных упражнений (метания, прыжки, борьба, спринтерский бег и т.д.). Максимальная мощность является результатом оптимального сочетания силы и скорости. Ее можно увеличить за счет повышения либо силы, либо скорости сокращения, либо силы и скорости одновременно. Основными факторами, определяющими величину взрывной силы, являются координационные способности моторных центров и скоростные способности сократительных элементов мышц. Среди координационных способностей ЦНС основное значение имеют частота импульсации мотонейронов в начале разряда и степень синхронизации импульсации разных мотонейронов. Чем больше начальная частота импульсации, т.е. активации мышечных клеток, тем быстрее нарастает сила мышц. Скоростные сократительные свойства скелетной мышцы зависят от ее композиции, то есть от соотношения числа быстрых и медленных волокон (чем больше быстрых волокон, тем выше скорость сокращения мышцы), а также от межмышечных координационных способностей ЦНС.

Скоростные качества, или быстрота, – это способность экстренно реагировать в ситуациях, требующих срочных двигательных реакций (быстрота простых и сложных двигательных реакций), а также способность обеспечивать высокую скорость тех процессов организма, от которых непосредственно зависят скоростные характеристики движений (быстрота движений). Быстрота простых и сложных двигательных реакций зависит от скорости переработки сенсорной информации и скорости инициации движения. Она характеризуется латентным, или скрытым, периодом ответа на сенсорный стимул (например, временем простой или сложной зрительно-моторной реакции). Быстрота движений зависит от лабильности нервных структур, от скорости мышечных сокращений, в том числе от длительности фазы укорочения и расслабления мышцы. Для оценки скоростных качеств обычно используется такой показатель как время бега на коротких дистанциях (30 м, 60 м, 100 м).

Координационная, или двигательно-координационная, способность – это основа ловкости, основа успешности научения новым двигательным действиям, возможность совершенствования формы движения, это способность целесообразно координировать движения, т.е. согласовывать, соподчинять, организовывать движения в целостный двигательный акт при построении и воспроизведении новых движений.

Выносливость – это способность человека продолжать эффективно совершать мышечную деятельность вопреки наступающему утомлению, т.е. это способность преодолевать физическое утомление. Выделяют общую и специфическую выносливость.

Общая, или аэробная, выносливость – это способность длительно выполнять физические движения (глобального характера) в аэробных условиях. Большой аэробной выносливости от человека требуют такие спортивные упражнения как бег на дистанции 1500 м и больше, академическая гребля, лыжные гонки, шоссейные велогонки, бег на коньках на дистанциях 3000 м и более, плавание на длинные дистанции, спортивная ходьба, ориентирование и другие упражнения.

Специфическая выносливость – это способность преодолевать утомление при выполнении силовых, скоростных, скоростно-силовых упражнений или упражнений, требующих высокой координационной способности (соответственно-силовая, скоростная, скоростно-силовая и координационная выносливость). Степень развития специфической выносливости определяется максимальным временем, в течение которого удается поддержать выполнение соответствующего упражнения.

Поза и ее виды. Поза – это фиксированное положение тела человека или животного или их отдельных частей в пространстве в условиях гравитационного поля Земли. Поза служит исходным моментом для движения и ограничивает движение. Кроме того, поза может выражать эмоциональное состояние (например, угрожающая поза, спокойная поза). Выбор и поддержание любой позы осуществляется двигательными системами мозга (с учетом строения опорно-двигательного аппарата) путем регуляции активности скелетных мышц. Это осуществляется на основе безусловных (например, статических и статокинетических рефлексов) и условных двигательных рефлексов. К низшим механизмам управления позой относятся спинальные и стволовые структуры, а к высшим – структуры коры больших полушарий, участвующих в формировании «схемы тела».

У человека различают *типичные и атипичные* позы. К *типичным* относятся «поза лежа» (лежание), «поза сидя» (сидение), «поза стоя» (стояние), а также многочисленные «исходные положения», которые широко представлены в арсенале спортивных упражнений. С физиологической точки зрения позы отличаются друг от друга сложностью координации, числом активно работающих мышц, энергетической стоимостью, а также возможностью длительного ее удержания без признаков утомления. Механизм позы складывается из двух составляющих: фиксации определенных положений тела и конечностей и ориентации частей тела относительно внешних координат (поддержание равновесия).

Поза «стоя» – типичный пример «позной» деятельности человека. Поддержание этой позы – активный процесс, который осуществляется с участием сенсорных потоков, идущих от различных рецепторов, в том числе от рецепторов мышц, сухожилий и суставов, а также от рецепторов вестибулярного аппарата и сетчатки глаза. Механизмы поддержания равновесия используются при локомоциях и при выполнении рабочих (трудовых, манипуляционных) движений. Например, быстрое движение руки может

вызывать нарушение равновесия. Например: официант в ресторане удерживает на ладони вытянутой руки поднос с бутылкой шампанского и бокалами. Если внезапно кто-либо снимет бутылку шампанского с подноса, то рука официанта резко подпрыгнет вверх, если же официант сам снимет бутылку шампанского свободной рукой, то ладонь останется на прежнем уровне.

Мышечный тонус (греч. tonos – нтяжение, напряжение) – это многозначное понятие, характеризующее тоническую активность скелетных мышц, в том числе при стоянии. Выделяют два основных компонента, обеспечивающих наличие тонуса – собственно мышечный, и нервный.

Первый компонент (*собственно мышечный*) тонуса обусловлен механическими свойствами мышечных волокон, т.е. их упругостью, или тургором.

Второй компонент (*нервный*) связан с деятельностью нервной системы. При этом выделяют две разновидности нервного компонента. Первая разновидность нервного компонента отражает участие нервной системы в регуляции позы («позный компонент, «позный тонус). Вторая разновидность нервного компонента обусловлена реализацией безусловного рефлекса, вызываемого растяжением мышцы (рефлекторная составляющая нервного компонента, «рефлекторный тонус»). У человека рефлекторный тонус выявляется по сопротивлению растяжению мышцы в ответ на пассивный поворот звена конечности в суставе. Этот прием широко используется в клинической практике. У здорового человека рефлекс на растяжение при пассивном движении наблюдается только в процессе самого растяжения и притом в случае достаточно большой скорости растяжения. При патологии, например, при болезни Паркинсона, ответ на растяжение может быть существенно увеличен, что выражается такими явлениями как мышечная гипертония и клонус. При других видах патологии, например, при патологии мозжечка, наоборот, рефлекторный тонус может быть снижен (мышечная гипотония).

Фантомные движения (от фр. fantome - призрак, представление) – это мнимые движения, ощущаемые больным в ампутированной конечности.

3. Основные формы нарушений двигательной активности

I. Нарушение произвольных движений

1. Паралич, или плегия – это полное отсутствие силы и активных движений. Различают

- моноплегию (паралич одной конечности),
- параплегию (паралич двух верхних или двух нижних конечностей),
- гемиплегию (паралич левой руки и ноги, или правой руги и ноги),
- триплегию (паралич трех конечностей),
- тетраплегию (паралич четырех конечностей).

Варианты паралича – центральный паралич и периферический (вялый) паралич.

2. Парез (уменьшение объема и силы движений) – варианты, как для паралича, т.е. центральный и периферический парезы.

Центральные параличи или парезы обусловлены нарушением передачи возбуждения от супраспинальных образований к альфа-мотонейронам спинного мозга. Периферические параличи или парезы вызваны нарушением передачи возбуждения от альфа-мотонейронов спинного мозга к мышцам.

II. Появление непроизвольных движений, или гиперкинезов

1) хорея – быстрые, излишние движения конечностей;

2) атетоз – медленные, тонические червеообразные движения дистальных отделов конечностей;

3) торсионный спазм, или торсионная дистоция – медленные, вычурные вращательные, или штопорообразные, движения туловища;

4) баллизм, или гемибаллизм – размашистые движения, преимущественно в проксимальных отделах конечностей одной половины тела;

5)миоклония – быстрые подергивания отдельных мышечных групп;

6) нистагм глаз и головы – непроизвольные, ритмические пилообразные движения глазных яблок или головы.

Гиперкинезы чаще всего наблюдается при поражении базальных ядер, в том числе хвостатого ядра и скорлупы.

III. Нарушение тонуса мышц

1) гипертония (гипертонус) – повышение мышечного тонуса; варианты – спастическая гипертония и пластическая гипертония;

2) гипотония (гипотонус) – понижение мышечного тонуса;

3) атония – отсутствие мышечного тонуса;

4) дистония – патологическое изменение тонуса.

Спастическая гипертония – это повышение мышечного тонуса в какой-либо одной группе мышц конечностей, например, в сгибателях рук или в рагибателях ног. Она наблюдается при центральных параличах.

Пластическая гипертония – это повышение тонуса во всех группах мышц конечностей – и в сгибателях, и в разгибателях. Она возникает при поражении экстрапирамидной системы.

Гипотония, атония и дистония возникают при периферических параличах или парезах, а также при поражениях мозжечка, вестибулярных ядер, красного ядра, ретикулярной формации ствола мозга, и при нарушении проприоцептивной чувствительности.

IV. Нарушение координации движений и координации между фазными движениями и позой (атаксия)

1) статическая атаксия, или астазия – это нарушение равновесия в позе «стоя» или «сидя», а также – это невозможность удержать конечность в приданном положении;

2) динамическая (статиколокомоторная) атаксия, или абазия, – это нарушение координации при ходьбе, а также при выполнении целенаправленных движений. Частными ее случаями являются дисметрия, гиперметрия, дезэквилибрация, адиадохокинез, тремор покоя, тремор движения, или

интенционный тремор (дрожание), глобальные и координационные синкинезии, т.е. непроизвольные содружественные движения, возникающие в парализованных конечностях при осуществлении каких-либо движений конечностями на здоровой или пораженной стороне.

Различают (по происхождению) мозжечковую, вестибулярную, сенситивную (заднебоковую) и корковую атаксию.

V. Апраксия – нарушение целенаправленности движений, не связанное с параличом или парезом, атаксией, гиперкинезом, сенсорной афазией.

1) моторная, или апраксия «выполнения» – это нарушение деятельности по приказу и по подражанию;

2) конструктивная апраксия – это невозможность конструирования целого из частей;

3) идеаторная, или апраксия «замысла» – это нарушение последовательности движений, необходимых для выполнения задачи, а также неспособность по устному заданию в полном объеме выполнить задание.

Все виды апраксий связаны **с** нарушением коры больших полушарий, в том числе полей 39 и 40 по Бродману (чаще всего в связи с сосудистыми заболеваниями или опухолями головного мозга). В частности, моторная апраксия возникает при повреждении поля 40, т.е. надкраевой извилины нижнетеменной доли, конструктивная апраксия - при повреждении поля 39, т.е. угловой извилины нижнетеменной доли, а идеаторная апраксия – при нарушении полей 39 и 40.

VI. Появление патологических и защитных рефлексов

1) разгибательные рефлексы, например, тыльное разгибание большого пальца стопы (рефлексы Бабинского, Оппенгейма, Гордона, Шеффера и другие);

2) сгибательные рефлексы т.е. сгибание 2–5 пальцев стопы или кисти (рефлексы Россолимо, Бехтерева I, Бехтерева II, Жуковского и другие);

3) защитные рефлексы, т.е. укорочение предварительно разогнутой или удлинение предварительно согнутой парализованной конечности при болевых или температурных раздражениях.

В норме указанные патологические рефлексы наблюдаются у детей в возрасте до одного–полутора лет, а в последующем – только при центральных параличах, т.е. при поражении пирамидного пути. При этом вначале появляются разгибательные рефлексы, а через 2–3 недели – сгибательные. Защитные рефлексы возникают при поражении спинного мозга.

Лекция 15
ДВИГАТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ МОЗГА

1. Общие принципы нервной регуляции двигательной активности.
2. Роль спинного мозга в регуляции двигательной активности.
3. Роль ствола мозга в регуляции двигательной активности.
4. Роль мозжечка в регуляции двигательной активности.
5. Роль базальных ядер в регуляции двигательной активности.
6. Участие таламуса в регуляции двигательной активности.
7. Корковые уровни регуляции моторной деятельности.
8. Выработка двигательных навыков.

1. Общие принципы нервной регуляции двигательной активности

В регуляции фазной (динамической) и позной (статической) активности мышц принимают участие различные структуры мозга – спинной мозг, ствол мозга, мозжечок, таламус, базальные ганглии и кора больших полушарий. Каждый отдел мозга выполняет определенные задачи (функции), характер которых зависит от вида мышечной деятельности. Так, при выполнении произвольного целенаправленного действия необходимо сформировать побуждение к действию, создать замысел, или цель действия, определить план реализации замысла, т.е. программу действия и приступить к выполнению этого плана, используя при этом адекватную для данного действия позу. Распределение обязанностей между отделами мозга в этом случае будет таким: мотив и конкретная цель, или замысел, действия формируется в мотивационных и ассоциативных зонах новой коры, а также в структурах лимбической системы. Программа, или план, действия отбирается из массива имеющихся программ или формируется заново. В том и другом случае в формировании программы действия принимают участие ассоциативные и двигательные зоны новой коры при обязательном участии базальных ядер, мозжечка и таламуса. Конкретная же реализация программы осуществляется скелетными мышцами под влиянием импульсов, идущих от альфа-мотонейронов спинного мозга, которые получают необходимые команды по пирамидному пути от двигательной коры больших полушарий и по нисходящим путям от базальных ядер, мозжечка и ствола мозга.

Общий план организации деятельности двигательных систем мозга. Каждый нейронный механизм мозга, участвующий в регуляции фазной и позной мышечной активности, называется *двигательной системой*, или *двигательным центром*. Различают двигательные системы спинного мозга, ствола, мозжечка, базальных ядер, таламуса и новой коры.

В спинном мозге располагается основной элемент всей двигательной системы мозга – альфа-мотонейроны. Аксоны этих нейронов являются единственным каналом, соединяющим нервную систему со скелетными

мышцами. Только возбуждение альфа-мотонейрона приводит к активации соответствующих мышечных волокон.

Вторым «этажом» управления двигательной активностью являются двигательные системы ствола мозга, в том числе вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярная формация продолговатого мозга и моста, ядра четверохолмия, от которых к нейронам спинного мозга идут соответственно вестибулоспинальный, руброспинальный, ретикулоспинальный и тектоспинальный пути. С их участием регулируется мышечный тонус, организуется соответствующая поза, позволяющая выполнять целенаправленные движения.

Двигательные системы ствола мозга находятся под контролем *мозжечка, базальных ядер, таламуса и* двигательной коры больших полушарий. В целом, стволовые двигательные системы являются компонентами экстрапирамидной системы. В эту же систему входят мозжечок, базальные ядра и таламус, которые условно можно отнести к третьему «этажу» управления движением.

Мозжечок и базальные ядра выполняют две основные двигательные задачи. Во-первых, они контролируют функции двигательных систем ствола мозга, в том числе вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации. Во-вторых, они обеспечивают двигательную кору больших полушарий необходимыми программами действия и корректируют двигательные команды, идущие от двигательной коры к нейронам спинного мозга по пирамидному пути.

Четвертым «этажом» управления движения является кора больших полушарий, в том числе ее ассоциативные и двигательные области. В ассоциативных областях (лобной и теменной коры) формируется мотивация действия и его «замысел», или цель, а также программа, или план целенаправленного действия. Для оценки «замысла» и выбора конкретной программы действия информация из ассоциативной коры поступает одновременно к базальным ядрам и мозжечку, от которых она возвращается через ядра таламуса к коре больших полушарий (к ее двигательной области). От гигантских пирамидных клеток Беца двигательной коры информация направляется к нейронам спинного мозга (по пирамидному, или кортикоспинальному, пути). Одновременно с целью коррекции движения и для того, чтобы произвольное целенаправленное движение осуществлялось в оптимальной, удобной позе, сигнал от пирамидных клеток Беца направляется по экстрапирамидным путям к компонентам экстрапирамидной системы, в том числе к базальным ядрам, мозжечку, вестибулярным ядрам, красному ядру, ретикулярной формации продолговатого мозга и моста.

Все двигательные системы мозга работают с использованием обратной связи, т.е. на основе получения сенсорной информации, в том числе идущей от мышечных веретен, сухожильных и суставных рецепторов, от тактильных рецепторов и рецепторов вестибулярного аппарата.

Роль различных отделов мозга в процессах управления, или координации, движений. На спинальном уровне у человека протекают лишь простейшие координации, например, реципрокное торможение мышц-антагонистов. Ствол мозга обеспечивает координацию правильной установки тела в пространстве за счет шейных и лабиринтных рефлексов и нормального распределения мышечного тонуса. Важная роль в координации движений принадлежит мозжечку. Например, такие качества движения, как плавность, точность, необходимая сила, реализуются с участием мозжечка путем регуляции временных, скоростных и пространственных характеристик движения. Полушария мозга (кора и базальные ядра) обеспечивают наиболее тонкие координации движений – двигательные реакции, приобретенные в индивидуальной жизни. Но осуществление этих реакций, базируется на работе двигательных систем спинного мозга и ствола мозга.

2. Роль спинного мозга в регуляции двигательной активности

С участием спинного мозга осуществляются примитивные процессы регуляции деятельности скелетных мышц, позволяющие выполнять фазные движения типа сгибания и разгибания в соответствующих суставах, а также регулирующие тонус мышц. Регуляция тонуса мышц осуществляется с участием двух видов рефлексов спинного мозга: миотатических и позно-тонических. Фазная активность представлена сгибательными рефлексами и механизмами, инициирующими локомоторные движения (шаговые движения).

В основе рефлекторной деятельности спинного мозга лежат рефлекторные дуги, представленные афферентными нейронами, вставочными нейронами, и мотонейронами. Альфа-мотонейроны предназначенны для активации большинства мышечных волокон. Гамма-мотонейроны активируют мышечные волокна, входящие в состав мышечных веретен и тем самым регулируют чувствительность мышечных веретен к растяжению.

Миотатические рефлексы (синонимы рефлексы на растяжение) – это группа рефлексов (например, коленный рефлекс, ахиллов рефлекс), которые обычно называют сухожильными, потому что в клинике для их выявления производится удар неврологическим молоточком по сухожилию соответствующей мышцы. Этот вид рефлексов, в изучении которых большую роль сыграл Ч. Шеррингтон, рассматривается как механизм автоматического регулирования активности мышц в соответствии с ее длиной и скоростью укорочения или удлинения. В основе миотатического рефлекса лежит отрицательная обратная связь от мышечных веретен к альфа-мотонейронам. Эти рефлексы играют важную роль в поддержании тонуса мышцы и равновесия, они направлены против гравитационных сил. Например, когда человек занимает вертикальное положение, то за счет гравитации он может упасть (сгибание в коленном, голеностопном и тазобедренном суставах).

Когда неврологическим молоточком наносится быстрый удар по сухожилию, то создаются условия для быстрого растяжения мышцы –

возникает залп импульсов, который приводит к активации многих альфа-мотонейронов данной мышцы. Она сокращается, что ведет к разгибанию или сгибанию в соответствующем суставе. В клинической практике сухожильные рефлексы используются для оценки состояния соответствующих сегментов спинного мозга. Например, коленный рефлекс отражает состояние 2–4-го поясничных сегментов.

Сгибательные рефлексы возникают под влиянием потока импульсов, идущих от кожных рецепторов – тактильных, температурных, болевых. Эти потоки называются афферентами сгибательного рефлекса. Все импульсы возбуждают альфа-мотонейроны сгибателей конечности и одновременно тормозят альфа-мотонейроны разгибателей этой же конечности. Происходит сгибание в соответствующем суставе и «уход» от повреждающего фактора.

Рефлекс шагательных движений. Если новорожденного поставить на твердую поверхность стола, поддерживая его, то можно отметить появление у него серии шагательных движений. Это и есть проявление рефлекса шагательных движений, который у ребенка сохраняется примерно первые два месяца жизни. В этом рефлексе, однако, нет классической рефлекторной дуги и классического пути ее активации. Считается, что рефлекс шагательных движений – это один из вариантов функционирования нейронных образований, в которых заранее заложена «программа» действий (центральный генератор шагания; генераторы шагания правой и левой ноги). Этот «рефлекс» рассматривают как проявление комплекса фиксированных действий. У человека он уже к двум месяцам постнатальной жизни подавляется и только при глубокой патологии ЦНС может самостоятельно проявиться вновь. Полагают, что генератор шагания является обязательным компонентом двигательной программы, обеспечивающей ходьбу и бег.

Позно-тонические рефлексы спинного мозга направлены на поддержание позы. С их помощью регулируется тонус мышц. Эти рефлексы возникают с проприорецепторов мышц шеи и рецепторов фасций шеи. Переключение с этих рецепторов осуществляется на уровне шейного отдела спинного мозга и приводит к изменению тонуса мышц при изменении положения головы и шеи.

Патологические рефлексы. Различают разгибательные и сгибательные патологические рефлексы. Речь идет о тыльном разгибании большого пальца стопы (разгибательные рефлексы) и о подошвенном сгибании большого пальца стопы (сгибательные рефлексы). Например, разгибательный рефлекс Бабинского проявляется при раздражении подошвы стопы штриховым движением от пятки до носка – в этом случае в условиях патологии ЦНС наблюдается тыльное разгибание большого пальца. В норме этот рефлекс имеет место у детей (примерно до 2 лет), потом он тормозится. Разгибательный рефлекс Оппенгейма возникает при надавливании на поверхность голени в области большеберцовой кости (от колена до голеностопного

сустава). Разгибательный рефлекс Гордона возникает при сдавливании икроножной мышцы, разгибательный рефлекс Шефера наблюдается при сдавливании ахиллового сухожилия.

К патологическим рефлексам относится хватательный рефлекс (рефлекс Янушкевича). Он наблюдается при касании пальцев руки или стопы каким-либо предметом и проявляется в непроизвольном захватывании этого предмета. В норме у детей этот рефлекс проявляется первые 2–4 месяца жизни.

Итак, патологические рефлексы – это, врожденные рефлексы, которые в процессе онтогенеза как рудиментарные рефлексы тормозятся с помощью супраспинальных механизмов, нарушаемых при заболеваниях и травмах мозга.

3. Роль ствола мозга в регуляции двигательной активности

Ствол мозга, к которому относятся продолговатый мозг, мост и средний мозг, содержит структуры, принимающие участие в регуляции мышечной активности. Это двигательные ядра черепно-мозговых нервов, вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярная формация, нейроны покрышки четверохолмия (тектум), а также черная субстанция, которая функционально связана с базальными ганглиями.

Участие стволовых структур в реализации двигательной деятельности животных впервые изучал И.М. Сеченов.

Двигательные ядра черепно-мозговых нервов. Часть черепно-мозговых нервов имеет двигательные ядра – скопление альфа-мотонейронов. Эти ядра принимают участие в регуляции сократительной активности поперечно-полосатых мышц. Так,

- III пара (глазодвигательный нерв) иннервирует четыре мышцы глазного яблока – внутреннюю, нижнюю и верхнюю прямые, нижнюю косую мышцы, а также мышцу, поднимающую верхнее веко.
- IV пара (блоковый нерв) иннервирует верхнюю косую мышцу глаза.
- VI пара (отводящий нерв) иннервирует наружную прямую мышцу глаза.
- V пара (тройничный нерв) иннервирует жевательную мускулатуру, а также мышцу, натягивающую барабанную перепонку, и мышцу, натягивающую небную занавеску.
- VII пара (лицевой нерв) иннервирует всю мимическую мускулатуру. IX пара (языкоглоточный) иннервирует шилоглоточную мышцу, которая поднимает верхнюю часть глотки при глотании.
- X пара (блуждающий нерв) иннервирует поперечно-полосатую мускулатуру глотки, мягкого неба, язычка, надгортанника, гортани, верхней части пищевода.
- XI пара (добавочный нерв) иннервирует грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную мышцы.

• XII пара (подъязычный нерв) иннервирует мышцы языка и мышцы, двигающие язык вперед, вверх и вниз.

Альфа-мотонейроны этих ядерных скоплений получают импульсы от пирамидного пути. При нарушении передачи возбуждения от коры до соответствующих мышц развивается паралич или парез.

Благодаря двигательным ядрам III, IV, V, VI, VII, IX, X, XI и XII пар черепно-мозговых нервов осуществляются различные произвольные движения, в том числе сосание (альфа-мотонейроны VII пары), жевание (альфа-мотонейроны V пары), глотание (последовательное возбуждение альфа-мотонейронов IX, X, XI и XII пар), фонация (нейроны IX и X пар), артикуляция (нейроны VII и XII пар). Часть этих ядер позволяет глазному яблоку совершать движения вверх, вниз, наружу, к носу и вниз к углу носа (нейроны III, IV и VI пар).

Рефлексы пищевого поведения (глотание, сосание, жевание) запускаются при раздражении рецепторов слизистой ротовой и носовой полостей, глотки и гортани за счет возбуждения чувствительных волокон тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Большинство этих рефлексов могут осуществляться без участия вышележащих отделов центральной нервной системы.

С участием двигательных ядер черепно-мозговых нервов, находящихся в продолговатом мозге, реализуются и некоторые защитные рефлексы - рвота, чиханье, кашель, слезоотделение, смыкание век. Эти рефлексы обеспечивают нормальную работу входных отделов дыхательной и пищеварительной систем и глаз.

При повреждении двигательных ядер черепно-мозговых нервов (или при нарушении их связей с корой больших полушарий) указанные функции нарушаются.

Участие стволовых структур в регуляции позы тела. Ствол мозга принимает непосредственное участие в регуляции позы тела за счет реализации статических и стато-кинетических рефлексов. Эти рефлексы предназначены для перераспределения мышечного тонуса, благодаря чему сохраняется удобная для человека поза или происходит возвращение в эту позу из «неудобной» позы, а также сохраняется равновесие при ускорении. В реализации этих рефлексов принимают участие нейроны *вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга и моста.* Возбуждающие или тормозные влияния со стороны стволовых центров передаются либо непосредственно на альфа-мотонейроны, либо через гамма-мотонейроны и интернейроны спинного мозга.

Вестибулярные ядра представляют собой скопления нейронов продолговатого мозга и моста, среди которых (с каждой стороны мозга) выделяют четыре ядра. Все вестибулярные ядра возбуждаются под влиянием адекватных раздражителей, действующих на вестибулярный аппарат. Нейроны вестибулярных ядер возбуждают альфа-мотонейроны

разгибателей и одновременно по механизму реципрокной иннервации тормозят альфа-мотонейроны сгибателей. Благодаря этому при раздражении вестибулярного аппарата так меняется тонус верхних и нижних конечностей, что, несмотря на изменение положения головы и шеи, равновесие тела не нарушается.

Вестибулярный аппарат оказывает влияние на мышцы конечностей своей и противоположной стороны. Перекрестные эффекты обеспечиваются за счет перехода сенсорных импульсов на противоположную сторону на уровне продолговатого мозга и за счет перекреста вестибулоспинальных волокон на уровне спинного мозга.

При раздражении вестибулярного аппарата происходит перераспределение мышечного тонуса и изменение активности мышц глазного яблока и шеи, в результате чего человек способен сохранять равновесие и взор, несмотря на совершение движения или вопреки отклонению головы от обычного положения. Деятельность вестибулярных ядер, и проявление вестибулярных рефлексов контролируется со стороны коры больших полушарий.

При патологии вестибулярного аппарата, вестибулярных ядер или вестибулоспинального тракта возникают такие симптомы как головокружение, нарушение равновесия (статическая и статокинетическая атаксия) и спонтанный нистагм глазных яблок – горизонтальный и вертикальный.

Красное ядро. Оно расположено в области среднего мозга. Нейроны этого ядра получают информацию от коры головного мозга, мозжечка, и от базальных ядер. В целом, красное ядро получает необходимую информацию о положении тела в пространстве, о состоянии мышечной системы и кожных покровов.

Красные ядра, получая информацию от двигательной зоны коры больших полушарий головного мозга, подкорковых ядер и мозжечка о готовящемся движении и состоянии опорно-двигательного аппарата, посылают импульсы к мотонейронам спинного мозга и тем самым регулируют тонус мускулатуры, подготавливая его к намечающемуся произвольному движению.

Красное ядро (совместно с вестибулярными ядрами и ретикулярной формацией ствола мозга) участвует в реализации статических и статокинетических рефлексов, направленных на поддержание позы и равновесия в условиях покоя и при выполнении различных движений.

Ретикулярная формация ствола мозга – это структура, содержащая нейроны и идущая в направлении от спинного мозга к таламусу и коре больших полушарий. Помимо участия в обработке сенсорной информации ретикулярная формация выполняет и функцию двигательной системы. Еще Ч. Шеррингтон предполагал, что в ретикулярной формации ствола мозга содержатся системы, которые оказывают влияние на двигательную активность.

Нейроны ретикулярной формации продолговатого мозга оказывают такое же влияние на нейроны спинного мозга, как и нейроны красного ядра – при своем возбуждении они активируют альфа-мотонейроны сгибателей и

тормозят альфа-мотонейроны разгибателей. Нейроны ретикулярной формации моста, наоборот, оказывают эффект, подобно нейронам вестибулярных ядер, т.е. повышают активность альфа-мотонейронов разгибателей и тормозят активность альфа-мотонейрнов сгибателей.

Таким образом, условно можно все двигательные системы ствола мозга разделить на два класса (по их влиянию на мышцы): *флексорные системы*, повышающие активность сгибателей (это нейроны красного ядра и ретикулярной формации продолговатого мозга), и *экстензорные* системы (нейроны вестибулярных ядер и ретикулярной формации моста).

Нейроны ретикулярной формации, подобно нейронам вестибулярных ядер и красного ядра, получают информацию от двигательной коры большого мозга (экстрапирамидный путь), а также от мозжечка. При этом часть информации от мозжечка идет к нейронам ретикулярной формации продолговатого мозга (от пробковидного и шаровидного ядер), а часть – к нейронам, локализованным в мосту (от ядра шатра). Поэтому ретикулярная формация также принимает участие в регуляции позы.

Таким образом, ствол мозга (совместно с мозжечком) принимает непосредственное участие в регуляции позы тела, используя для этих целей статические, статокинетические, ориентировочные и сторожевые рефлексы. Эти рефлексы представляют собой механизмы перераспределения мышечного тонуса, в результате чего сохраняется удобная для человека поза или происходит возвращение в эту позу из «неудобной» (соответственно – позно-тонические и выпрямительные рефлексы), а также сохраняется равновесие при ускорении (статокинетические рефлексы). В их реализации участвуют нейроны вестибулярных ядер, красного ядра и ретикулярной формации.

4. Роль мозжечка в регуляции двигательной активности

Анатомические особенности мозжечка. Мозжечок состоит из червя и полушарий. Их серое вещество, расположенное в поверхностном слое, образует кору мозжечка, а скопление серого вещества в глубине мозжечка – ядра мозжечка, в том числе ядро шатра, пробковидное ядро, шаровидное ядро и зубчатое ядро.

Белое вещество, или мозговое тело, залегает в толще мозжечка и содержит три группы волокон – проекционные (соединяют мозжечок со спинным мозгом, стволом, базальными ядрами, таламусом и корой больших полушарий), ассоциативные (соединяют различные извилины в пределах одного полушария мозжечка) и комиссуральные (соединяют одно полушарие с другим).

Проекционные волокна проходят в составе трех ножек мозжечка – верхних, средних и нижних. *В верхних ножках* проходят пути от мозжечка к среднему мозгу (мозжечково-красноядерный путь), к таламусу (зубчато-

таламический путь) и хвостатому ядру (зубчато-базальноядерный путь), а также от спинного мозга к мозжечку (передний спинно-мозжечковый путь).

Средние ножки содержат мостомозжечковые волокна, или пути, которые несут информацию от ядер моста. В свою очередь ядра моста получают информацию от коры больших полушарий за счет корково-мостовых волокон. *В нижних ножках* мозжечка проходят восходящие, волокна от спинного мозга (задний спинномозжечковый путь) и от ствола мозга (передние и задние наружные дугообразные волокна, несущие информацию от ядер тонкого и клиновидного пучков; оливо-мозжечковый путь; ретикуло-мозжечковый путь; ядерно-мозжечковый путь, несущий информацию от вестибулярных ядер, а также от чувствительных ядер тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов). Кроме того, в нижних ножках проходят нисходящие пути мозжечка к вестибулярным ядрам ствола мозга (мозжечково-ядерный путь и дугообразный пучок).

Поверхности полушарий и червя мозжечка делятся глубокими щелями на листки мозжечка, или извилины. В коре мозжечка различают три слоя: 1) молекулярный (или поверхностный), 2) слой грушевидных нейронов, или слой клеток Пуркинье (ганглиозный слой, или средний слой), 3) зернистый слой (гранулярный слой, или глубокий слой).

В коре мозжечка имеется 6 типов клеток: 1) клетки-зерна, 2) клетки Гольджи, или мелкие и большие зернистые клетки, 3) клетки Пуркинье, или грушевидные клетки, 4) корзинчатые клетки, 5) звездчатые клетки и 6) клетки Лугано. Первые два типа (клетки-зерна и клетки Гольджи) расположены в зернистом, т.е. самом глубоком слое коры. Клетки Пуркинье локализованы в среднем слое. Остальные клетки (корзинчатые, звездчатые и клетки Лугано) находятся в молекулярном, самом поверхностном слое.

С функциональной точки зрения, клетки-зерна являются возбуждающими клетками, а остальные пять типов клеток – тормозными. Клетки Пуркинье, или грушевидные клетки, являются самыми большими клетками мозжечка (до 40 мкм в диаметре), а их аксоны представляют собой единственный выход из коры мозжечка на его ядра. Основная функция клеток Пуркинье заключается в торможении деятельности всех ядер мозжечка - ядра шатра, пробковидного ядра, шаровидного ядра и зубчатого ядра. Когда активность клеток Пуркинье возрастает, возбуждающее влияние ядер мозжечка на стволовые структуры (вестибулярные ядра, красное ядро, ретикулярную формацию) уменьшается. При снижении активности нейронов Пуркинье их тормозное влияние на ядра мозжечка уменьшается. Тем самым ядра мозжечка более активно влияют на функции стволовых структур.

Принцип работы мозжечка заключается в поступлении обширной информация, в том числе от рецепторов вестибулярного аппарата, от мышечных, сухожильных и суставных рецепторов, от кожных рецепторов, от фоторецепторов и фонорецепторов, а также от нейронов коры больших полушарий. Эта информация обрабатывается в коре мозжечка и передается на

ядра мозжечка, которые управляют деятельностью красного ядра, вестибулярных ядер и ретикулярной формации. Кроме того, информация идет в кору больших полушарий, где используется для составления точных программ выполнения сложных движений.

Основные проводящие пути мозжечка. Мозжечок имеет большое число афферентных и эфферентных связей.

Восходящие, или афферентные, пути мозжечка

1. Передний спинно-мозжечковый путь (верхние ножки мозжечка).
2. Задний спинно-мозжечковый путь (нижние ножки мозжечка).
3. Передние и задние наружные дугообразные волокна (от ядер тонкого и клиновидного пучков; нижние ножки мозжечка).
4. Ядерно-мозжечковый путь (от вестибулярных ядер, от красного ядра и от чувствительных ядер тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов; нижние ножки мозжечка).
5. Оливомозжечковый путь (от ядер оливы продолговатого мозга; является продолжением спинно-оливного пути; нижние ножки мозжечка)
6. Ретикуломозжечковый путь (от ретикулярной формации продолговатого мозгами моста; является продолжением спинно-ретикулярного пути; нижние ножки мозжечка)
7. Мостомозжечковые волокна (от ядер моста, к которым подходят корково-мостовые волокна, в том числе лобно-мостовые и теменно-височно-мостовые волокна; средние ножки мозжечка)

Нисходящие, или эфферентные, пути мозжечка

1. Мозжечково-красноядерный путь (от пробковидного и шаровидного ядер к красному ядру; верхние ножки мозжечка).
2. Зубчато-таламический путь (от зубчатого ядра к нижним ядрам таламуса; верхние ножки мозжечка).
3. Зубчато-базальноядерный путь (от зубчатого ядра до хвостатого ядра и других базальных ядер; верхние ножки мозжечка).
4. Мозжечково-ядерный путь (от ядер шатра к латеральному вестибулярному ядру Дейтерса и ретикулярной формации продолговатого мозга; нижние ножки мозжечка).
5. Дугообразный пучок (от ядра шатра к латеральным, медиальным и верхним вестибулярным ядрам; нижние ножки мозжечка)

Участие мозжечка в регуляции двигательной активности. Основное значение мозжечка состоит в том, что он корректирует и дополняет деятельность других двигательных центров. Основные функции мозжечка – регуляция позы и мышечного тонуса, координация медленных движений и рефлексов поддержания позы и коррекция быстрых целенаправленных движений, формируемых двигательной корой больших полушарий. При этом считается, что каждая область мозжечка выполняет определенные функции в процессах координации мышечной деятельности.

Расстройства двигательной активности при поражении мозжечка или его связей. При патологии мозжечка наблюдается ряд выраженных изменений в двигательной активности человека, в том числе расстройство равновесия, нарушение мышечного тонуса и атаксия, т.е. нарушение координации движений, а также нарушение координации между произвольными фазными движениями и позой. Эти нарушения проявляются в положении стоя или сидя (статическая атаксия, или астазия), при ходьбе (статико-локомоторная астазия, или абазия), а также при целенаправленных движениях. В последнем случае астазия проявляется такими симптомами как дисметрия (нарушение точности пространственных движений, утрата их размеренности, т.е. необходимой величины и скорости движений), гиперметрия, дезэквилибрация (нарушение равновесия при ходьбе), адиадохокинез (нарушение способности быстрой смены одного движения на другое, например, супинация-пронация), асинергии движений (нарушение способности совершения координированных двигательных актов). Кроме того, нарушаются плавность и стабильность двигательных актов, затрудняется резкое прекращение движений, походка становится неуклюжей. Наблюдается также мегалография (появление размашистого, зигзагообразного почерка) и триада Шарко (нистагм глаз, скандированная речь и интенционный тремор, т.е. дрожательные движения при совершении даже минимальных напряжений при целенаправленных движениях; этот тремор исчезает в состоянии абсолютного мышечного покоя и во время сна, но усиливается при эмоциональном и интеллектуальном напряжениях). При повреждениях мозжечка происходит снижение тонуса мышц (дистония, гипотония), развивается мышечная слабость, снижается сила мышц (астения), появляется повышенная утомляемость, утрачивается способность мышц к длительному сокращению (астазия) и отмечается головокружение. При поражении мозжечка происходят и выраженные нарушения в вегетативной сфере, поскольку мозжечок относится к высшим вегетативным центрам мозга.

5. Роль базальных ядер в регуляции двигательной активности

Анатомические особенности. Базальные ганглии, или базальные ядра, – это скопление серого вещества мозга в толще белого вещества полушарий большого мозга (преимущественно в лобных долях). Их называют подкорковыми ядрами основания конечного мозга. В настоящее время к базальным ядрам в каждом полушарии относят *полосатое тело*, которое включает *хвостатое ядро, чечевицеобразное ядро, ограду и миндалевидное тело. Хвостатое ядро* состоит из головки, тела и хвоста. *Чечевицеобразное ядро*, которое расположено кнаружи от хвостатого ядра, состоит из трех ядер, разделенных небольшими прослойками белого вещества. Это латеральное ядро - скорлупа, и еще два медиально расположенных ядра - медиальный бледный шар и латеральный бледный шар. *Ограда* расположена кнаружи от чечевицеобразного ядра. *Миндалевидное тело* находится

в толще височной доли. Функционально к базальным ядрам относят черную субстанцию среднего мозга.

Ранее термином «базальные ганглии» обозначали структуры переднего мозга: хвостатое ядро, скорлупу чечевицеобразного тела, или просто скорлупу, бледный шар и субталамическое ядро, а также расположенную в среднем мозге черную субстанцию. Под термином «полосатое тело» понимали хвостатое ядро и скорлупу, а под термином «стриопаллидарная система» – полосатое тело вместе с бледным шаром (паллидум). В XIX столетии понятием «базальные ганглии» обозначали все серые образования, находящиеся в подкорке, включая таламус и гипоталамус.

В филогенезе структуры базальных ядер развивались постепенно. Бледный шар (паллидум) считается более древним образованием, чем скорлупа и, особенно, хвостатое ядро. Он содержит крупные нейроны двигательного типа, аксоны которых направляются к ядрам ретикулярной формации, таламусу, гипоталамусу, мозжечку и к черной субстанции среднего мозга.

В эмбриональном периоде скорлупа и хвостатое ядро возникают как единое образование конечного мозга, которое разделяется на две структуры лишь в процессе индивидуального развития. Хвостатое ядро и скорлупу принято называть неостриатумом. Эти образования хорошо развиты у приматов. Они имеют сходное гистологическое строение. В этих структурах содержатся нейроны, обладающие различной фармакологической реактивностью. Среди них выделяют мелкие нейроны с короткими аксонами и крупные нейроны с длинными аксонами, которые выходят за пределы неостриатума. Крупных нейронов в 20 раз меньше, чем мелких. Это свидетельствует о том, что неостриатум воспринимает гораздо больше сигналов, чем передает. Полагают, что хвостатое ядро и скорлупа, как эволюционно более молодые структуры, тормозят активность палео-стриатума, т.е. бледного шара, что, осуществляется с участием крупных нейронов.

Ограда состоит из полиморфных клеток. В отделах, прилегающих к коре, эти клетки напоминают клетки коры, в более глубоких слоях – это треугольные, пирамидные нейроны. В левом полушарии размеры ограды несколько больше, чем в правом.

Общее представление о двигательных функциях базальных ядер

Базальные ядра совместно с черной субстанцией регулируют двигательные автоматизмы, обеспечивают нормальное распределение тонуса и адекватную динамику движения. Одной из основных функций базальных ядер, является их участие в формировании двигательных программ. В частности, предполагается, что базальные ядра, подобно мозжечку, используются в качестве системы, в которой уточняется программа выполнения сложных движений (автоматизмов и произвольных движений). Полагают, что для формирования двигательной программы информация от ассоциативных участков коры, т.е. от мест, где зарождается «замысел» движения (параллельно потоку информации к мозжечку), поступает к неостриатуму,

т.е. к хвостатому ядру и скорлупе. От неостриатума информация идет по двум каналам: 1) к черной субстанции, от которой она возвращается к неостриатуму (дофаминергический путь) и одновременно идет через таламус к двигательной коре больших полушарий; 2) информация от неостриатума поступает к бледному шару, а от него через таламус достигает двигательной коры. Таким образом, вся информация, поступающая к двигательной коре от неостриатума, бледного шара и черной субстанции, идет через таламус. Поступив в двигательную кору, информация (т.е. уточненная программа действия), используется для управления движением. С этой целью двигательная кора посылает к мышцам двигательные команды по пирамидному и экстрапирамидному путям к альфа-мотонейронам спинного мозга. При нарушении всех описанных выше связей происходят изменения в двигательной сфере человека.

Двигательные функции неостриатмума (хвостатого ядра и скорлупы). Хвостатое ядро и скорлупа осуществляют тормозной контроль над поведенческими реакциями организма. В частности, неостриатум осуществляет тормозной контроль за деятельностью бледного шара, в результате чего достигается максимальная точность и экономичность совершаемых двигательных актов. Так, в экспериментах на животных показано, что при раздражении хвостатого ядра происходит мгновенная остановка начавшихся пищедобывающих, ориентировочных и других поведенческих реакций. Животное «застывает в своем движении» как если бы кинолента с движущимся изображением была остановлена.

Значение неостриатума отчетливо выявляется при сравнении поведения стриарных и таламических кошек (т.е. с сохраненными базальными ядрами и без них соответственно). Таламические кошки, в отличие от стриарных, не могут самостоятельно умываться, находить и поедать пищу, выполнять другие более сложные движения. При поднесении таламической кошке пищи ко рту животное облизывает ее, но не захватывает в рот, жует, но не глотает, хотя при помещении пищи на корень языка - глотает. Все это связано с тем, что таламические кошки имеют повышенную двигательную активность, которая носит хаотичный и непоследовательный характер. Эти данные говорят о том, что одна из важных функций неостриатума состоит в обеспечении необходимой последовательности реакций при реализации сложных безусловных рефлексов.

Повреждения хвостатого ядра

У людей поражение неостриатума т.е. скорлупы и хвостатого ядра, а также разрушение его связей с бледным шаром и субталамическим ядром приводит к выраженной гипотонии и гиперкинезам. Гиперкинезы проявляются в таких явлениях как:

- атетоз (медленные тонические червеобразные движения дистальных отделов конечностей, например, пальцев рук),

- хорея (быстрые, излишние движения конечностей, языка, лица, мягкого неба; пациенты гримасничают, причмокивают, прищуривают глаза, вытягивают губы, а их походка напоминает своеобразный танец),
- торсионный спазм, (медленные, вычурные вращательные, или штопорообразные, движения туловища),
- спастическая кривошея, баллизм, или гемибаллизм (размашистые движения, преимущественно в проксимальных отделах конечностей одной половины тела).

Эти явления возникают из-за того, что неостриатум перестает оказывать тормозное влияние на бледный шар и черную субстанцию, что и приводит к непроизвольным движениям.

Особенности участия скорлупы в процессах управления движениями. Не исключено, что функции скорлупы в определенной степени отличаются от функций хвостатого ядра. Например, у животных изолированное повреждение хвостатого ядра сопровождается повышением агрессивности и двигательной активности, в то время как повреждение скорлупы не вызывает этого явления. Полагают, что такая особенность в деятельности скорлупы связана с ее более ранним появлением в филогенезе (впервые она появляется у рыб) по сравнению с хвостатым ядром, которое возникает в тот период, когда у организма возникла необходимость тормозить излишнюю двигательную активность (например, при пищевом и половом поведении) и агрессивность.

Роль ограды в регуляции движений. Предполагается, что ограда участвует в организации речевой деятельности, влияет на формирование движений и ориентацию. В экспериментах показано, что электростимуляция ограды оказывает облегчающее влияние на нейроны спинного мозга, а также вызывает ориентировочную реакцию на различные раздражители, поворот головы, глотательные, жевательные, а иногда и рвотные движения. Стимуляция ограды во время еды тормозит поедание пищи.

Итак, представленные данные говорят о том, что базальные ядра являются интегративными центрами организации моторики.

6. Участие таламуса в регуляции двигательной активности

Таламус, как коллектор почти всей сенсорной информации, производит обработку этой информации до того, как она поступает в соответствующие участки коры. Поэтому точность этой обработки во многом определяет возможность использования сенсорной информации в процессах управления движением. В этом процессе участвуют все три вида ядер таламуса – специфические, неспецифические и ассоциативные ядра.

Таламус обрабатывает поток импульсов, идущих к нему от мозжечка, хвостатого ядра, бледного шара и черной субстанции, и затем пересылает ее в моторные зоны коры. Тем самым, таламус участвует в формировании двигательных программ сложных произвольных движений. Эту функцию,

в частности, выполняют специфические, моторные ядра таламуса, разрушение которых приводит к необратимому нарушению движений. Кроме передачи проекционных влияний на кору нейронные сети таламуса могут сами осуществлять замыкание рефлекторных путей без участия коры головного мозга, а также принимать участие в организации ряда сложных рефлекторных реакций, в том числе двигательных. Так, у «таламических» животных, т.е. при полном удалении коры и подкорковых ядер, но при сохраненном таламусе, сохраняются не только простые движения, но и сложные цепи двигательных реакций. За счет этих реакций совершается передвижение в пространстве (локомоции) и сложные двигательные реакции, для которых необходима интеграция соматических мышц и мускулатуры внутренних органов (т.е. глотание, сосание, жевание). При повреждении таламуса все эти двигательные реакции нарушаются.

Таламус, помимо огромного входящего афферентного потока, имеет широкие эфферентные связи с другими структурами ЦНС, в частности с базальными ядрами, гипоталамусом, гиппокампом, ядрами миндалевидного комплекса. Благодаря такой интегративной функции таламус участвует в организации и реализации инстинктов, влечений, эмоций, в том числе в организации их двигательных компонентов. Сложное строение таламуса, а также наличие в нем взаимосвязанных специфических, неспецифических и ассоциативных ядер позволяет ему организовывать такие двигательные реакции как сосание, жевание, глотание, смех.

С другой стороны, многочисленные внутриталамические связи обеспечивают интеграцию сложных двигательных реакций с вегетативными процессами, регулируемыми структурами лимбической системы. Таламические интегративные механизмы имеют большое значение для ус-ловнорефлекторной двигательной деятельности и для формирования мотивационного поведения.

7. Корковые уровни регуляции моторной деятельности

Моторные зоны коры у приматов и человека расположены в предцентральной области, т.е. в передней центральной извилине и задних отделах верхней и средней лобных извилин. Это соответствует цитоархитектоническим полям 4 и 6 по Бродману. Поле 4 нередко называют главным управляющим движениями гигантопирамидным полем, а поле 6 – премоторной зоной. Кроме них на медиальной поверхности коры расположена дополнительная моторная область. Электрическая стимуляция различных участков моторной коры вызывает четкие, координированные двигательные реакции, а также (при слабом раздражении) сокращения отдельных мышц противоположной половины тела. Наиболее дискретные движения возникают при раздражении поля 4; здесь и наиболее низкие пороги для вызова движения.

У человека и приматов разные группы мышц представлены группировками нейронов моторной коры, расположенными в определенной

последовательности, т.е. зоны моторной коры организованы строго по соматотопическому принципу – каждой мышце соответствует свой участок области коры. Так, представительство мышц нижних конечностей расположено в медиальной части предцентральной извилины, вблизи продольной щели, а представительство мышц головы и шеи – в дорсолатеральных участках. Мышцы левой половины тела представлены в правом полушарии, и наоборот.

Нейронные группировки моторной коры, связанные с движением разных мышц, занимают разные по размеру площади и распределены неравномерно. Непропорционально большие участки связаны с движением пальцев рук, кистей, языка, мышц лица и значительно меньше – с большими мышцами спины и нижних конечностей. Карта представительства мышц моторной коры имеет вид «гомункулюса» – человечка с огромной головой, языком, кистью и очень маленьким туловищем, и ногами. Неравномерное распределение связано с тем, что аксоны пирамидных нейронов моторной коры дают наибольшее количество синаптических контактов на тех мотонейронах спинного мозга, которые иннервируют мышцы пальцев кисти, языка, лица. Такая организация обеспечивает наиболее тонкое и точное управление движением именно этих мышц. Удаление участков моторной коры вызывает нарушение соответствующего движения.

Структуры коры, ответственные за замысел и организацию движения. Как известно, основными ассоциативными зонами коры являются лобная ассоциативная область (поля 8, 9, 10, 11, 12) и теменная ассоциативная область (поля 5, 7, 39, 40). Эти зоны имеют прямое отношение к формированию замысла движения и организации самого движения. Теменная кора, получающая афферентные импульсы от проекционных областей коры, а также от ассоциативных ядер таламуса (подушки и вентробазального комплекса), имеет большое число эфферентных выходов к моторной коре, что облегчает формирование команды произвольного действия на базе афферентного синтеза. Лобная ассоциативная область (поля 8, 9, 10, 11, 12), участвуя в реализации психических процессов, одновременно является местом организации целенаправленной деятельности, в том числе за счет принятия решения и формирования программы действия. Эта область у человека имеет также непосредственное отношение к формированию устной речи (моторный, или речедвигательный, центр Брока, поля 44 и 45, совместно с полями 6 и 8) и письменной речи (поле 8 совместно с полями 39 и 40 теменной ассоциативной области коры).

Информация о замысле движения передается соответствующим центрам моторной коры, которые направляют двигательные команды к альфа-мотонейронам спинного мозга (по пирамидному пути), а также к базальным ганглиям, мозжечку, красному ядру, вестибулярным ядрам и ретикулярной формации ствола мозга (по экстрапирамидному пути).

Повреждение отдельных участков ассоциативных областей приводит к нарушению сложных форм произвольного целенаправленного действия, т.е. к апраксии, в том числе к идеаторной апраксии, или апраксии замысла (нарушение последовательности движений, необходимых для выполнения задачи, а также неспособность по устному заданию в полном объеме выполнить задание; поля 39 и 40), моторной апраксии (нарушение выполнения сложного движения, в том числе по приказу и по подражанию; поле 40) и конструктивной апраксии (нарушение способности конструировать целое из частей; поле 39). Кроме того, нарушение ассоциативных участков может приводить к развитию моторной афазии (поле 8 при участии полей 6, 44 и 45) аграфии (поля 8 и 40), а также к нарушению других тонких движений, требующих участия высших отделов мозга.

8. Выработка двигательных навыков

Совершенствование двигательной функции человека в процессе онтогенеза происходит как вследствие продолжающегося в первые годы после рождения созревания отделов нервной системы и врожденных механизмов, участвующих в координации движений, так и в результате научения (обучения), т.е. формирования новых связей, которые составляют основу программ новых движений.

Первоначально, т.е. на первых этапах обучения эти трудности нейтрализуются за счет развития дополнительных мышечных напряжений. Благодаря им жестко фиксируются суставы, не участвующие в движении, и активно тормозится инерция быстрых движений. Однако такой путь преодоления трудностей, или помех, энергетически невыгоден и утомителен. В тоже время использование обратных связей пока малоэффективно (и несовершенно), поэтому коррекционные посылки, возникающие на основе обратной афферентации, недостаточны и требуют дополнительных коррекций. Именно по этой причине важную роль в обучении движениям играет проприорецепция. При этом в процессе обучения афферентная (в том числе и проприоцептивная) импульсация используется с двумя целями: 1) для коррекции движения в процессе его выполнения, 2) для коррекции программы следующего движения на основе ошибок предыдущего.

Данные ЭЭГ-анализа показывают, что в начале обучения общее число центров, вовлеченных в совместную деятельность, резко возрастает, и усиливаются отношения моторных зон с передними и задними ассоциативными областями.

На начальных этапах обучения, судя по данным электромиографии, мышцы-антагонисты даже тех суставов, в которых совершаются движения, активируются одновременно, при этом в циклических движениях мышцы почти не расслабляются. Возбуждаются также многие мышцы, не имеющие прямого отношения к данному двигательному акту. Вот почему движения, совершаемые на первых этапах двигательного обучения, напряжены и угловаты.

Согласно Н.А. Бернштейну, в процессе двигательного обучения вырабатывается новая структура двигательного акта – в его динамику включаются немышечные силы, которые становятся составной частью двигательной программы. Одновременно устраняются излишние мышечные напряжения, движение становится более устойчивым к внешним возмущениям. На электромиограммах видна концентрация возбуждения мышц во времени и пространстве – периоды активности работающих мышц укорачиваются, а количество мышц, вовлеченных в возбуждение, уменьшается. Это приводит к повышению экономичности мышечной деятельности, а движения делаются более плавными, точными и непринужденными.

При физическом утомлении, вызванном длительной работой, координация мышечной деятельности нарушается. В частности, возбуждение каждой работающей мышцы становится менее локализованным, т.е. менее концентрированным во времени, а в работу вовлекаются другие мышцы, сначала синергисты, компенсирующие снижение силы основных мышц, а затем, по мере нарастания дискоординации – и другие мышцы, в том числе антагонисты. В целом, движения становятся менее точными, темп их замедляется. Таким образом, при утомлении происходит своеобразный переход к первым этапам научения.

Особого внимания заслуживает проблема формирования двигательных навыков как основы совершенствования спортивных упражнений в процессе систематической тренировки. За счет пластичности нервной системы, передаваемой по наследству, обеспечивается хорошая тренируемость, то есть способность в процессе обучения овладевать новыми, сложными по координации формами движений.

Физиологами спорта было установлено много важных фактов, отражающих сущность формирования двигательных навыков.

1. С увеличением запаса выработанных ранее двигательных актов повышается способность легче и быстрее вырабатывать новые движения (положительный перенос навыка). Это особенно характерно для спортсменов, владеющих большим комплексом уже закрепленных сложных двигательных актов (гимнасты, акробаты, фигуристы). В основе этого явления лежит способность ЦНС к экстраполяции.

2. В процессе тренировки, направленной на формирование двигательного действия, отдельные компоненты движения выстраиваются в своеобразную систему последовательных двигательных актов в виде двигательного динамического стереотипа.

3. Формирование двигательного навыка при занятиях спортом проходит через несколько стадий. Первая стадия - это объединение отдельных элементов движения в целостное действие. Она характеризуется иррадиацией возбуждения в моторной зоне коры с генерализацией ответных двигательных реакций и вовлечением в работу «лишних» мышц. Во второй стадии, благодаря постепенной концентрации возбуждения, происходит

улучшение координации движений, усиление стереотипности двигательных актов. В третьей стадии навык закрепляется, стабилизируется, достигается высокая степень координации и стереотипности движений.

4. Двигательные навыки, как и другие условные рефлексы, по мере закрепления становятся все более стойкими (и чем они проще по своей структуре, тем прочнее).

5. После прекращения систематической тренировки навык начинает утрачиваться, причем в первую очередь – наиболее сложные в координационном плане компоненты двигательного навыка, в то время как простые компоненты навыка могут сохраняться годами и даже десятилетиями.

6. В процессе тренировки параллельно с формированием двигательных навыков происходит тренировка двигательных качеств, т.е. силы, скорости, мощности, координационных способностей, а также общей и специальной выносливости. Однако развитие конкретного качества определяется направленностью тренировочного процесса (например, тренировка силы и тренировка аэробной выносливости осуществляется разными методическими приемами).

7. Одновременно с формированием двигательных навыков в процессе тренировки возрастает эффективность их вегетативного обеспечения, т.е. повышается работоспособность, или тренированность. Тренированность бывает общая и специальная. Специальная тренированность (т.е. в избранном виде спорта) обусловлена формированием и совершенствованием необходимых для данного вида спорта двигательных навыков и развитием двигательных качеств – силы, скорости, выносливости, ловкости.

ГЛАВА 6
РЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОЗГА

Лекция 16
ОСОБЕННОСТИ УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

1. Безусловные рефлексы. Инстинкты.
2. Общая характеристика условных рефлексов.
3. Классификация условных рефлексов.
4. Сходства и различия между условными и безусловными рефлексами.
5. Основные правила выработки условных рефлексов.
6. Общее представление о торможении условных рефлексов.
7. Аналитико-синтетическая деятельность головного мозга и динамический стереотип.
8. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий.

Основной формой деятельности нервной системы является *рефлекторная.* Все рефлексы принято делить на безусловные и условные.

Безусловные рефлексы – это врожденные, генетически запрограммированные реакции организма, свойственные всем животным и человеку. Рефлекторные дуги этих рефлексов формируются в процессе пренатального развития, а в некоторых случаях – и в процессе постнатального развития. Например, половые врожденные рефлексы окончательно формируются у человека только к моменту половой зрелости в подростковом возрасте. Безусловные рефлексы имеют консервативные, малоизменяющиеся рефлекторные дуги, проходящие главным образом через подкорковые отделы центральной нервной системы. Участие коры в протекании многих безусловных рефлексов необязательно.

Условные рефлексы – индивидуальные, приобретенные реакции высших животных и человека, выработавшиеся в результате научения (опыта). Условные рефлексы всегда индивидуально своеобразны. Рефлекторные дуги условных рефлексов формируются в процессепостнатального онтогенеза. Они характеризуются высокой подвижностью, способностью изменяться под действием факторов среды. Проходят рефлекторные дуги условных рефлексов через высший отдел головного мозга – кору головного мозга.

1. Безусловные рефлексы. Инстинкты

Безусловный рефлекс – это врожденная видоспецифическая реакция организма, возникающая с обязательным участием нервной системы в ответ на воздействие биологически значимого раздражителя, адекватного для данного вида деятельности. Безусловные рефлексы связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути. Рефлекторная дуга безусловного рефлекса генетически детерминирована. Она состоит из пяти звеньев.

1. Рецептор – морфофункциональная структура, воспринимающая раздражение и формирующая возбуждение.
2. Афферентный путь, по которому возникшее в рецепторах возбуждение поступает в ЦНС.
3. Участок ЦНС, где возбуждение с афферентного нейрона передается на эфферентный нейрон, через вставочные.
4. Эфферентный путь, по которому возбуждение достигает исполнительного (рабочего) органа.
5. Исполнительный орган, или эффектор.

Таким образом, безусловные рефлексы осуществляются на основе врожденных нервных связей, отражающих филогенетический опыт приспособления к условиям существования. Безусловные рефлексы относительно постоянны, стереотипно проявляются в ответ на адекватное раздражение определенного рецептивного поля и служат основой для формирования многочисленных условных рефлексов, связанных с индивидуальным опытом.

К безусловным рефлексам относятся, например, выделение желудочного сока при попадании пищи в рот, отдергивание руки при болевом раздражении, питье жидкости при изменении кислотно-щелочного равновесия в организме, мигание при попадании струи воздуха в глаз и т.д.

Система безусловных рефлексов окончательно формируется (дозревает и изменяется) в онтогенезе. На этот процесс накладывает отпечаток внешняя среда. Некоторые рефлексы, проявляющиеся у новорожденных детей, со временем исчезают, другие возникают. Например, у детей к 6 месяцам исчезают рефлексы Моро, Бабинского, а к концу первого года жизни – сосательный рефлекс. К моменту половой зрелости проявляются половые рефлексы.

Безусловные рефлексы могут быть разделены на следующие три группы: *витальные, ролевые, или зоосоциальные, и рефлексы саморазвития*.

Витальные безусловные рефлексы. Они обеспечивают физическое выживание особи. Это питьевые рефлексы, пищевые, рефлексы сна, оборонительные рефлексы – активные и пассивные, рефлекс экономии сил.

Ролевые (или зоосоциальные) безусловные рефлексы. Рефлексы данной группы могут быть осуществлены только в кругу себе подобных. Это половые и родительские рефлексы, рефлексы лидера в стае и подчиненного самца, рефлексы хозяина занимаемой территории и рефлексы пришельца, рефлекс эмоционального резонанса. У стадных и стайных животных проявление этих рефлексов зависит от иерархического положения конкретной особи.

Безусловные рефлексы саморазвития. Посредством осуществления рефлексов саморазвития достигается приспособление особи к каким-то новым для него формам существования. К числу рефлексов саморазвития относятся рефлекс свободы (или рефлекс рабства), подражательные и игровые рефлексы, а также ориентировочный рефлекс. Последний осуществляется при воздействии на организм любого нового раздражителя и является практически наиболее сильным среди всех безусловных рефлексов. Животное и человек при воздействии на организм нового раздражителя не могут осуществлять даже витальные рефлексы до той поры, пока не будет достигнута убежденность в том, что данный новый раздражитель является индифферентным для организма, не представляет собой угрозы для существования особи. Подражательный и игровой рефлексы направлены на удовлетворение потребности в постоянном вооружении знаниями и навыками. Подражательное поведение обеспечивает передачу опыта от поколения к поколению негенетическим путем. Подражательные рефлексы на ранних стадиях онтогенеза формируют зоосоциальные потребности у животных и социальные потребности у человека. Осуществление игровых рефлексов уточняет и закрепляет формы поведения, направленные на удовлетворение новых формирующихся потребностей.

Система безусловных рефлексов, направленных на удовлетворение как биологических, так и зоосоциальных потребностей, представляет собой очень обширную платформу сложноповеденческих реакций, выполняемых по генетически детерминированным программам. Система безусловных рефлексов обеспечивает выживание особи в относительно стандартных, мало меняющихся условиях внешней среды, но в то же время, в результате осуществления рефлексов саморазвития, дает возможность особи подготавливать саму себя к осуществлению новых форм поведения, которые незначимы для нее на данной стадии онтогенеза, но будут безусловно полезны и значимы в будущей жизни.

Инстинкт (лат. instinctus – побуждение) – жизненно важная целенаправленная адаптивная форма поведения, обусловленная врожденными механизмами, которая реализуется в ходе онтогенетического развития и характеризуется строгим постоянством своего внешнего проявления у данного вида организмов и возникающая на специфические раздражители внешней и внутренней среды организма.

Все инстинкты, реализуемые в поведенческих реакциях животного, направлены на получение полезного результата. В эволюционном аспекте инстинкты рассматривают как переход от безусловно-рефлекторной деятельности к условно-рефлекторной.

В 1964 году немецкий зоолог Г.Э. Циглер описал следующие критерии инстинкта: 1) в основе инстинкта лежат побуждение и способность к действию, являющиеся наследственными свойствами вида; 2) инстинкт не требует предварительного обучения; 3) инстинкт выполняется одинаково у всех нормальных представителей вида; 4) инстинкт соответствует морфологической и физиологической организации животного; 5) инстинкт приспособлен к экологическим условиям обитания вида.

Инстинктивные реакции целесообразны, но эта целесообразность проявляется в относительно постоянных условиях существования. При резком изменении условий окружающей среды инстинкты становятся нецелесообразными.

В основе инстинктивного поведения сложного характера выделяют три основных этапа его осуществления – *подготовительный, поисковый и завершающий.* Прежде всего, для реализации инстинкта необходимо формирование соответствующего биологического влечения, т.е. мотивации. Например, появление чувства голода. Это является подготовительным этапом инстинктивной деятельности, направленной на удовлетворение потребности в пище. Затем животное начинает активно исследовать окружающую среду, отыскивая с помощью органов чувств внешние сигналы, которые бы свидетельствовали о наличии пищи в окружающей среде. Это – поисковый этап инстинктивного поведения, направленного на добывание пищи, который продолжается до тех пор, пока не будет найден пусковой раздражитель – внешний сигнал, запускающий жестко запрограммированную и строго

координированную инстинктивную деятельность, т.е. завершающий этап. Например, вид или голос добычи является тем пусковым раздражителем, который вызывает у хищника определенную последовательность двигательных реакций (подкрадывание, нападение, схватывание, умерщвление жертвы, а иногда и перенос туши в другое место). Инстинктивные действия, происходящие на завершающем этапе, т.е. собственно акт еды, практически одинаковы для всех животных данного вида.

П.В. Симонов разделил все инстинкты на три группы – *витальные (биологические), социальные (зоосоциальные, или ролевые) и идеальные, или инстинкты саморазвития.* В основу классификации положены виды потребностей, которые удовлетворяются при реализации соответствующих инстинктов.

Витальные (биологические) инстинкты обеспечивают сохранение индивидуума и вида. К ним относятся пищевые, питьевые, оборонительные инстинкты, инстинкты, направленные на регуляцию цикла «сон–бодрствование», инстинкты экономии силы и другие. Для данной группы инстинктов характерно, что неудовлетворение соответствующей потребности ведет к гибели особи и что удовлетворение потребности не требует участия другой особи того же вида.

Социальные (зоосоциальные, или ролевые) инстинкты реализуются только при взаимодействии с другими особями своего вида. Это половые и родительские инстинкты, стадные инстинкты, инстинкты территориального поведения, включая инстинкты миграции, это инстинкты эмоционального резонанса, в том числе инстинкты формирования групповой иерархии. Во всех данных формах поведения отдельная особь выступает либо в качестве брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца, лидера или ведомого. Все виды этой группы инстинктов носят строгий видоспецифический характер и тесно связаны с уровнем социализации.

Половые инстинкты (инстинкты размножения, или инстинкты сохранения вида) присущи всем организмам, имеющим нервную систему. Эти инстинкты направлены на воспроизведение себе подобных и обеспечивают сохранение вида. Наибольшее развитие половые инстинкты получили у млекопитающих. Эти инстинкты, как правило, включают ряд этапов:

1) половое влечение, или либидо;
2) половой ритуал, или ухаживание;
3) половое взаимодействие (копулятивный, или половой, акт);
4) процесс оплодотворения;
5) беременность;
6) роды;
7) лактацию;
8) воспитание потомства, в основе которого лежат родительские инстинкты.

Для организации полового поведения животное должно находиться в определенном гормональном состоянии; кроме того, для реализации половых инстинктов необходимо наличие соответствующих внешних стимулов, а также индивидуального опыта общения с особями своего вида.

2. Общая характеристика условных рефлексов

Термины «условный рефлекс» и «безусловный рефлекс» были предложены И.П. Павловым (1903). Всю совокупность проявлений нервной деятельности И.П. Павлов разделил на три уровня.

1. Уровень спинного мозга и подкорковых структур. На этом уровне осуществляются безусловные рефлексы как генетически запрограммированные ответы организма на воздействия относительно небольшого числа раздражителей внешней среды. Деятельность этого уровня обеспечивает возможность существования организма в относительно стабильных, не изменяющихся условиях внешней среды. Деятельность этого уровня И.П. Павлов рассматривал как низшую нервную деятельность.

2. Уровень коры головного мозга без ее лобных долей. На этом уровне возникает возможность осуществления условно-рефлекторных актов в ответ на воздействия бесчисленного множества раздражителей, которые сопутствуют во времени воздействиям на организм.

безусловных раздражителей. Такую деятельность коры головного мозга И.П. Павлов рассматривал как проявление высшей нервной деятельности человека и животного. В то же время он подчеркивал, что у животных и у человека указанные отделы коры больших полушарий мозга являются материальным субстратом для функционирования первой сигнальной системы действительности, т.е. системы, реагирующей на воздействия конкретных факторов внешней среды.

3. Уровень лобных долей коры больших полушарий. По И.П. Павлову, лобные доли, обеспечивая, как и другие участки новой коры, высшую нервную деятельность, у человека являются материальным субстратом второй сигнальной системы действительности, характерной только для человека. Для этой системы специфическим раздражителем выступает слово, обладающее определенным смыслом и заменяющее собой воздействие на организм человека конкретных раздражителей.

Впервые выделив такое явление, как условный рефлекс, И.П. Павлов увидел в нем высшую форму рефлекторной деятельности – реакцию не на биологически значимый раздражитель, а на сигнал, предшествующий этому раздражителю. Реакция человека и животного на сигнал имеет то преимущество, что позволяет избежать действия раздражителя, если он отрицателен (опасен), или поспешить навстречу этому раздражителю, если он положителен (необходим или приятен).

Кроме того, И.П. Павлов и его сотрудники использовали условный рефлекс как метод для исследования закономерностей ВНД, т.е. деятельности

организма, направленной на взаимодействие с внешней средой. Выработка условных рефлексов и изучение их форм явились ключом к пониманию физиологических основ психической деятельности. До настоящего времени в тех физиологических лабораториях, где работают над проблемами ВНД и психофизиологии, почти всегда используют условный рефлекс как инструмент исследований самых различных сторон психики.

Условный рефлекс образуется с помощью однократного или многократного предшествования индифферентного раздражителя: 1) стимулу, вызывающему безусловный рефлекс, или 2) движению, ранее награждаемому едой или избавляющему от наказания. В основе условного рефлекса лежат формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней и внутренней среды. Это временные связи, которые тормозятся при отмене подкрепления.

Таким образом, условные рефлексы – индивидуальные, приобретаемые в течение жизни ответы организма на условные раздражители, т.е. на разнообразные биологически незначимые раздражители, действие которых ранее совпадало с действием на организм безусловных раздражителей.

3. Классификация условных рефлексов

Условные рефлексы бывают различными. Единой классификации их не существует, а предлагается классификация на основе их различных признаков, или критериев.

1. По виду условного раздражителя, вызывающего условный рефлекс, выделяют *натуральные и искусственные условные рефлексы*.

Натуральными называют условные рефлексы, которые образуются на раздражители, являющиеся естественными, обязательно сопутствующими признаками или свойствами безусловного раздражителя, на базе которого они вырабатываются (например, запах мяса при кормлении им).

Искусственными называют условные рефлексы, образующиеся на стимулы, которые обычно не имеют прямого отношения к подкрепляющему их безусловному стимулу (например, световой раздражитель, подкрепляемый пищей). Натуральные условные рефлексы по сравнению с искусственными рефлексами отличаются большей легкостью образования и большей прочностью.

2. В зависимости от природы рецепторных структур, на которые действуют условные (первоначально индифферентные) раздражители, т.е. по характеру рецептивного поля, или рефлексогенной зоны, различают *экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные условные рефлексы.*

Экстероцептивные условные рефлексы образуются при раздражении внешних рецепторов (кожи, глаза, уха, полостей рта, носа), т.е. на стимулы, воспринимаемые наружными (внешними) рецепторами тела, например, фоторецепторами, фонорецепторами, тактильными рецепторами.

Экстерорецептивными рефлексами, например, являются слюноотделительные условные рефлексы на звуковые раздражители (тон, метроном, звонок) или на кожно-механические раздражители (касалка). Экстероцептивные рефлексы составляют основную массу условно-рефлекторных реакций, обеспечивающих адаптивное поведение животных и человека в условиях изменяющейся внешней среды.

Интероцептивные условные рефлексы вырабатываются при возбуждении интерорецепторов, т.е. рецепторов внутренних органов и кровеносных сосудов физическими и химическими факторами. Такие условные рефлексы способствуют оптимальной регуляции деятельности внутренних органов. В качестве примера интероцептивных условных рефлексов можно привести данные К.М. Быкова. В опытах на собаках он показал, что сочетание раздражения механорецепторов желудка (струей воды через фистулу) с электрическим раздражением лапы у собаки или с кормлением приводит к образованию соответственно двигательно-оборонительного и слюноотделительного интероцептивного условного рефлекса, в результате чего только введение воды в желудок вызывает соответствующую реакцию. В исследованиях Э.Ш. Айрапетьянца электрокожное раздражение лапы у собаки сочеталось с вливанием воды (температура 6°С) в резиновый баллончик, находящийся в изолированной кишечной петле. Тем самым был выработан двигательно-оборонительный рефлекс на температурное раздражение кишки.

Проприоцептивные условные рефлексы формируются в ответ на раздражение собственных рецепторов скелетных мышц (мышечных веретен, сухожильных рецепторов) и суставных рецепторов. Так, Н.И. Красногорский на собаках показал, что пассивное сгибание лапы в голеностопном суставе, подкрепляемое подачей пищи, привело после 20 сочетаний к формированию условного слюноотделительного рефлекса – в этом случае только одно пассивное сгибание вызывало слюноотделение. Проприоцептивные условные рефлексы обеспечивают регуляцию деятельности внутренних органов при двигательной активности; кроме того, часть этих рефлексов можно рассматривать как двигательные рефлексы (двигательные умения и навыки).

3. Условные рефлексы различают также по названию анализатора или того органа, где находятся рецепторы, воспринимающие условный сигнал – *зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, кожный, с мочевого пузыря, желудка, кишечника* и т.д.

4. В зависимости от энергии условного раздражителя различают *звуковые, световые и температурные* условные рефлексы.

5. В зависимости от структуры условного раздражителя (простые раздражители или сложные) различают *простые и сложные* (комплексные) условные рефлексы.

6. По соотношению (совпадению) во времени действия условного раздражителя (сигнала) и безусловного раздражителя (подкрепления) выделяют *наличные и следовые* условные рефлексы.

Наличный условный рефлекс – это условный рефлекс, при котором подкрепление применяется во время действия условного стимула. При наличных рефлексах от начала действия условного сигнала до начала подкрепления (t) проходит не менее 0,5 с, т.е. присоединение безусловного раздражителя к условному сигналу происходит сравнительно быстро. Среди наличных рефлексов выделяют совпадающие, отставленные и запаздывающие. Быстрее всего условный рефлекс образуется при выработке совпадающих рефлексов, а сложнее всего – при выработке запаздывающих рефлексов, для которых характерен длительный период изолированного действия условного раздражителя.

Следовые условные рефлексы формируются в том случае, когда безусловный раздражитель предъявляется сразу же после окончания действия условного раздражителя, в результате чего условный рефлекс возникает на окончание условного раздражителя, а не на его начало, как при наличных рефлексах. Так же, как и отставленные и запаздывающие рефлексы, следовые условные рефлексы реализуются с участием механизмов внутреннего торможения.

7. В зависимости от вида эффектора (и конечного результата), вовлекаемого при реализации рефлекса, различают *вегетативные, или классические* рефлексы (сердечные, сосудистые, дыхательные, потоотделительные, пищевые, половые и пр.), *оперантные* (инструментальные) и *интеллектуальные* (артикуляционные, фонационные, мыслительные, мнемические и пр.) условные рефлексы.

Вегетативный рефлекс – это условные рефлексы (секреторные, двигательные), основные закономерности образования которых открыты И.П. Павловым. Они образуются при сочетании двух раздражителей, обычно индифферентного и безусловного, вызывающего вегетативный рефлекс, например, выделение слюны.

Частным случаем вегетативных рефлексов являются *соматические, или двигательные,* условные рефлексы, направленные на регуляцию функционального состояния скелетных мышц.

Инструментальные рефлексы (или оперантные рефлексы) представляют собой рефлексы, в которых выполнение определенной (обычно двигательной) реакции в ответ на условный раздражитель является необходимым условием получения подкрепления (выработка по эффекту) в отличие от классических условных рефлексов, где подкрепление дается независимо от наличия условной реакции (выработка по смежности).

К условно-условным рефлексам относятся различные формы трудовых навыков человека. Многочисленными исследованиями показано, что

с помощью инструментального рефлекса можно выработать новые формы движений.

Интеллектуальные рефлексы обеспечивают реализацию высших психических функций человека. Элементы этих рефлексов можно наблюдать и у животных.

8. В зависимости от вида потребностей, которые удовлетворяются при реализации условного рефлекса, выделяют *биологические,* или *витальные*, условные рефлексы (например, пищевые, оборонительные, статокинетические, локомоторные, рефлексы, поддерживающие гомеостаз, и некоторые другие), *зоосоциальные, или социальные* (например, половые, родительские, территориальные) и *духовные, или идеальные*, или рефлексы саморазвития (например, исследовательские, имитационные, или подражательные, игровые).

Все перечисленные рефлексы можно объединить термином «рефлекс цели», предложенным И.П. Павловым. Рефлекс цели – это рефлексы, направленные на достижение определенных целей того или иного индивидуума или вида, т.е. способствующие реализации потребности в пище, к особи противоположного пола и т.д.

9. В зависимости от вида подкрепляющего раздражителя, т.е. по сложности формирования рефлекса, различают *условные рефлексы первого и высшего порядка* (второго, третьего и более высокого порядка). Условные рефлексы, образованные путем сочетания условного сигнала с безусловным раздражителем, получили название условных рефлексов *первого порядка* (или первичных условных рефлексов). Те условные рефлексы, которые образованы на основе сочетания внешнего агента с условным сигналом, вызывающим выработанный ранее прочный постоянный условный рефлекс первого порядка, называются условными рефлексами *второго порядка* (или вторичными условными рефлексами) и т.д. Таким образом, условные рефлексы высшего порядка – это рефлексы, которые образуются на базе ранее выработанного условного рефлекса.

К условным рефлексам *высшего порядка* у человека относятся условные рефлексы, вырабатываемые на словесный сигнал (слово представляет здесь сигнал, на который ранее был образован условный рефлекс при подкреплении его безусловным стимулом).

10. В зависимости от областей коры, принимающих участие в реализации рефлекса и вида сигналов (конкретных или абстрактных), выделяют *условные рефлексы первой (I) и второй (II) сигнальных систем*. Для животных характерны только рефлексы первой (I) сигнальной системы, т.е. на конкретные сигналы внешнего мира.

11. В школе И.П. Павлова было введено понятие *«положительный» и «отрицательный» условные рефлексы*. В первом случае речь идет об обычном условном рефлексе, который возникает при воздействии условного раздражителя, подкрепляемом безусловным раздражителем. Во втором случае речь идет о формировании того или иного варианта внутреннего

торможения на действие индифферентного сигнала. Отрицательный условный рефлекс можно называть как тормозной условный рефлекс.

12. Выделяют группу условных рефлексов, наличие которых повышает адаптационные возможности человека *(«полезные»* условные рефлексы) и группу рефлексов, наносящих вред здоровью *(«опасные* для здоровья», или *«вредные»* условные рефлексы, «вредные привычки»), а также *патологические* условные рефлексы, например, спазм коронарных артерий при прослушивании определенного музыкального произведения, ставшего условным сигналом для развития условного сосудосуживающего рефлекса.

13. П.С. Купалов ввел понятие «укороченный условный рефлекс». Он выделил два типа таких рефлексов.

Укороченный рефлекс первого типа не имеет обычного завершающего эффекторного конца, а укороченный рефлекс второго типа не имеет обычного начала, т.е. протекающий как бы без внешнего раздражителя. Согласно П.С. Купалову, рефлексы первого типа вызывают не внешнюю деятельность организма, а определенное функциональное состояние нервных центров. Из взаимосвязанной цепочки условных рефлексов формируется длительно текущий нервный процесс, связывающий различные этапы протекания процессов условного возбуждения в одном рефлексе или системе рефлексов. *Условный рефлекс второго типа* лежит в основе механизма условно-рефлекторной регуляции общего функционального состояния коры полушарий.

4. Сходства и различия между условными и безусловными рефлексами

Форма ответа организма на воздействия безусловного и условного раздражителя одинакова, т.е. по своей внешней выраженности безусловный и условный рефлексы идентичны. И условные, и безусловные рефлексы возникают в ответ на раздражение, то есть их реализация причинно обусловлена (детерминирована). Обе группы рефлексов осуществляются на базе сформированных рефлекторных дуг, т.е. обязательно имеют материальную основу.

Различия же между безусловными и условными рефлексами многообразны.

Прежде всего, они проявляются в характере раздражителя, вызывающего рефлекс. Безусловные рефлексы вызываются воздействием на организм биологически значимых адекватных безусловных раздражителей, приложенных к определенному рецептивному полю, а условные рефлексы вызываются при воздействии на организм любого, биологически незначимого раздражителя на любое рецептивное поле, но при условии, что этот раздражитель воздействовал на организм во временной сцепке с воздействием безусловного раздражителя.

Безусловные рефлексы являются врожденными реакциями организма, характерными для всех представителей данного вида животных, т.е. они

являются видовыми. Так, только что вылупившийся из яйца цыпленок сразу же начинает клевать, новорожденный теленок – сосать. Все кошки при виде опасности, которой они не могут избежать, выгибают спину и фыркают. Собаки при нападении на них рычат и лают. Ежи свертываются в клубок. Это оборонительные безусловные рефлексы. У разных видов животных они проявляются по-разному, но у животных одного вида безусловные рефлексы одинаковы. Условные же рефлексы – это реакции, которые возникают в процессе индивидуального развития, на основе «жизненного опыта». Иначе говоря, условные рефлексы являются индивидуальными реакциями, позволяющими конкретному индивидууму оптимально адаптироваться к условиям существования. Следовательно, для каждой особи существует свой комплекс условных рефлексов, свой жизненный опыт. Важно подчеркнуть, что выработка условных рефлексов идет на протяжении всей жизни. Так, если щенят до определенного возраста кормить только одним молоком, то у них вырабатывается прочный условный рефлекс на молоко – на вид и запах молока у них выделяется слюна и обнаруживается двигательная пищевая реакция. Хлеб и мясо никакой реакции не вызывают. Но стоит несколько раз покормить щенят мясом, как на вид и запах мяса будет выделяться слюна.

Для реализации безусловных рефлексов не требуется участие коры больших полушарий – они могут осуществляться на уровне спинного мозга и мозгового ствола (все эти рефлексы входят в состав сформированного в процессе филогенеза и наследственно передающегося фонда рефлекторных реакций). Так, если у кошки или собаки удалить кору больших полушарий, а затем вливать в рот кислоту, то и в этом случае у них будет выделяться слюна. В то же время для выработки и реализации условных рефлексов участие коры больших полушарий является, как правило, обязательным условием. Например, собаки без коры больших полушарий не реагируют на кличку, не узнают хозяина, не проявляют двигательные и слюноотделительные реакции на вид и запах пищи и т.д. Таким образом, условные рефлексы – это корковые рефлексы, т.е. они являются функцией высших отделов центральной нервной системы.

На протяжении всей жизни индивидуума большинство его безусловных рефлексов относительно постоянно, в то время как число условных рефлексов меняется: как правило, некоторые из них после формирования «угасают», т.е. тормозятся, а другие – используются на протяжении всей жизни, но подвергаются постоянной модификации. Это свойство условных рефлексов отражено в их названии.

Для осуществления безусловного рефлекса в организме имеется готовая (генетически закрепленная) рефлекторная дуга. Для реализации же условного рефлекса необходимо сформировать такую дугу в процессе индивидуального развития (за счет замыкания временной связи в коре больших полушарий между очагами возбуждений, вызванными воздействием индифферентного и безусловного раздражителей).

Таким образом, безусловный рефлекс – это врожденная форма деятельности, имеет фиксированную рефлекторную дугу, может осуществляться с участием разных структур ЦНС, отличается наличием специфического рецептивного поля и специфического раздражителя, а также прочностью и постоянством. Условный рефлекс приобретается после рождения, формируется на основе временной связи между центрами условного и безусловного раздражителей, осуществляется с обязательным участием высшего отдела ЦНС (у человека – коры больших полушарий), не имеет специфического рецептивного поля и специфического раздражителя, а также отличается непрочностью.

Следует подчеркнуть, что в естественных условиях безусловные рефлексы, с которыми рождается живое существо, в результате взаимодействия организма с многочисленными изменчивыми факторами внешней среды как бы «обрастают» разнообразными условными рефлексами (натуральными рефлексами) и фактически перестают существовать в чистом виде. Так, например, безусловный рефлекс – выделение слюны при попадании пищи в полость рта – преобразуется: слюна выделяется на вид пищи, ее запах, на упоминание о пище при разговоре и т.д. Отметим, что натуральные условные рефлексы, в отличие от многих искусственных условных рефлексов, образуются сравнительно легко – даже при одном-двух сочетаниях.

5. Основные правила выработки условных рефлексов

1. Условный (первоначально-индифферентный) раздражитель должен предшествовать действию безусловного раздражителя. Например, при выработке условного пищевого рефлекса на звук необходимо, чтобы звук включался раньше (как минимум за 500 мс) появления пищи.

2. Биологическое значение условного (первоначально-индифферентного) раздражителя должно быть меньше, чем безусловного. Например, для кормящей матери крик ее ребенка будет более сильным раздражителем, чем пища. Поэтому выработка пищевого условного рефлекса у матери на крик ребенка – сигнал столь высокой биологической значимости – не будет успешной.

3. Сила как условного (первоначально-индифферентного), так и безусловного раздражителей должна быть определенной величины: слишком слабые и слишком сильные раздражители не позволяют выработать стабильный условный рефлекс. Так, показано, что на условный раздражитель слабой силы условный рефлекс вырабатывается труднее. Наименьшее количество сочетаний требуется для условного раздражителя средней силы. Очень сильный условный раздражитель применять нельзя, так как он вызывает процесс запредельного торможения и условный рефлекс не образуется. В любом случае сила условного (первоначально-индифферентного) раздражителя всегда должна быть меньше силы безусловного раздражителя. Эти соотношения объясняются тем, что временная связь, составляющая основу

условного рефлекса, возникает между центрами условного и безусловного раздражителей в коре и образуется лишь в том случае, если от слабо возбужденного центра сигнального раздражителя импульс направляется к сильно возбужденному центру подкрепления. В этом случае проявляется принцип доминанты, в условиях которой сильно возбужденный центр безусловного рефлекса как бы «притягивает» возбуждение из других центров.

4. При выработке условного рефлекса кора головного мозга должна находиться в активном состоянии: условный рефлекс не может быть выработан у глубоко спящего организма, а также в состоянии наркоза или при полном удовлетворении конкретной потребности. Если экспериментальное животное находится в сонливом состоянии, то образование условного рефлекса или очень затягивается, или делается совершенно невозможным.

5. Большое значение для выработки условного рефлекса имеет степень возбудимости центра безусловного раздражителя. Так, если собака сыта, возбудимость центра безусловного пищевого рефлекса понижена, и выработать условный пищевой рефлекс у такого животного очень трудно.

6. При выработке условного рефлекса должен применяться единичный условный раздражитель. При одновременном применении нескольких условных раздражителей условный рефлекс будет выработан на комплекс этих раздражителей. В этом случае на предъявление единичных раздражителей, входящих в данный комплекс, условный рефлекс не будет осуществляться.

7. Для выработки условного рефлекса необходимо также нормальное физиологическое состояние корковых и подкорковых структур, образующих центральное представительство соответствующего условного и безусловного раздражителей, отсутствие сильных посторонних раздражителей и значительных патологических процессов в организме.

8. Необходимо, как правило, многократное повторение сочетаний действия условного и безусловного раздражителей.

9. При соблюдении указанных условий практически любой раздражитель может выработать условный рефлекс.

Завершенность выработки условного рефлекса будет достигнута тогда, когда организм будет систематически реагировать на применение условного раздражителя без его подкрепления безусловным раздражителем.

6. Общее представление о торможении условных рефлексов

В основе высшей нервной деятельности человека и животных лежит единство безусловно-рефлекторной и условно-рефлекторной деятельности, гармоничное взаимодействие которых обеспечивается сложным взаимодействием процессов возбуждения. Однако для организации адекватных поведенческих реакций животных и нормальной психической деятельности человека недостаточно лишь одной ее активации, необходимо также «сдерживание» нейронных ансамблей, препятствующих осуществлению той или

иной оптимальной в данный момент для организма деятельности. Эту функцию выполняют процессы *торможения*.

Таким образом, высшая нервная деятельность определяется сложной мозаикой в головном мозге процессов возбуждения и торможения, являющихся «сторонами» единого нервного процесса. Различают *внешнее (безусловное*) торможение и *внутреннее (условное) торможение* условных рефлексов.

Безусловное торможение – врожденная реакция, возникающая либо при появлении нового, неожиданного раздражителя (*индукционное торможение*), либо при действии очень сильных или длительных раздражителей (*запредельное торможение*). Например, если у ребенка выработан условный рефлекс на время – к 13 ч дня он всегда получал обед, то к этому часу у него начинается слюноотделение. Однако появление перед ним нового интересного раздражителя – симпатичного щенка тормозит не только условнорефлекторное слюноотделение, но и естественное ощущение голода. В данном случае угнетение или полное торможение условного рефлекса происходит в результате появления ориентировочной реакции. Это один из наиболее часто встречающихся типов безусловного торможения. Большое биологическое значение имеет *запредельное* торможение. Его биологический смысл – предохранение нервных клеток от истощающих воздействий, поэтому его называют также *охранительным*.

Условное торможение – еще более сложный в функциональном отношении процесс. Оно возникает, когда условный раздражитель не подкрепляется безусловным, и для его выработки требуется длительное время.

Разновидностью условного торможения является *угасание условного рефлекса*. Этот тип внутреннего торможения вырабатывается при неподкреплении условного раздражителя безусловным.

Угасание условных рефлексов лежит в основе *забывания*. В связи с тем, что прочность выработки условных рефлексов у детей существенно выше, чем у взрослых, угашение этих рефлексов у них происходит значительно труднее. С явлением угашения связаны забывание пройденного учебного материала, если он не повторяется на последующих уроках, потеря спортивных двигательных навыков в случае перерыва в спортивных занятиях и т.д.

Второй тип внутреннего (условного) торможения – *дифференцировка*, связанная со способностью мозга различать даже весьма близкие по своим свойствам условные раздражители. Этот тип торможения имеет особое значение для человека, так как лежит в основе обучения и воспитания ребенка. Например, ребенок начинает различать отдельные речевые звуки или буквы именно благодаря высокой способности его мозга дифференцировать эти раздражители. Состояние дифференцированного торможения, проявляющееся в скорости образования дифференцировок, в значительной степени определяет учебные возможности детей и подростков. Третьей разновидностью условного торможения является *условный тормоз*. Этот тип

торможения, в сущности, близок к дифференцировочному торможению. Условный тормоз расширяет возможности человека выделять из окружающей среды биологически значимые сигналы и адекватно на них реагировать. Выработка этого типа торможения происходит в том случае, если к условному сигналу присоединяют добавочный индифферентный раздражитель и их действие не сопровождают подкреплением. При этом условный раздражитель без дополнительного индифферентного продолжают подкреплять безусловным.

В результате условную реакцию вызывает только условный раздражитель без индифферентного, а их сочетание тормозит условный рефлекс.

Последний тип условного торможения – это *запаздывание* условных рефлексов (*запаздывательное торможение*). Его функциональное значение связано с предохранением организма от напрасной, преждевременной траты энергии. Например, хищные животные способны затаиться на длительное время, неподвижно выжидая удобного мгновения для нападения на свою жертву. Вырабатывается запаздывание условных рефлексов при отставлении безусловного подкрепления от начала действия условного раздражителя на 1–2 мин и более. В результате время появления ответной (условной) реакции организма при изолированном действии условного раздражителя (латентный период условного рефлекса; он обычно составляет 2–4 с) постепенно увеличивается до 1–2 мин и более. При этом весь период времени изолированного действия условного раздражителя распадается на две фазы: недеятельную, обусловленную развитием тормозного состояния, и деятельную, в течение которой, собственно, и осуществляется внешнее проявление условной реакции. Деятельная фаза по времени всегда существенно короче недеятельной.

В процессе обучения и воспитания детей и подростков педагогу приходится тратить немало времени и сил на тренировку запаздывательного торможения у своих воспитанников. Особенно трудно вырабатывается запаздывание у детей младшего школьного возраста. Внешнее (безусловное торможение) наиболее сильно выражено только у детей до 3–4 лет. У 3-летнего малыша можно легко затормозить нежелательное действие (рефлекс), отвлекая его внимание новыми раздражителями. Например, малыш пытается пройтись по луже и слово «Нельзя!» не способно удержать его от подобного действия. Но если вы заинтересуете малыша пролетающей мимо птицей или чем-нибудь другим, он легко забудет о своих прежних нежелательных намерениях. Следовательно, внешнее торможение является важным средством воспитания полезных привычек и навыков у детей первых лет жизни.

Внутреннее торможение приобретает ведущее значение только к 6–7 годам. При этом важным фактором его развития является постоянная тренировка, которую целесообразно начинать уже с 6–7-летнего возраста. Особенно важно научить ребенка сдерживать (тормозить) рефлекторную деятельность, научить ждать. Такая тренировка тормозных процессов ляжет

затем в основу воспитания у ребенка норм общественного поведения, научит его считаться не только с собственными желаниями, но и уважать требования окружающих.

Необходимо учитывать, что внутреннее торможение вырабатывается у детей при пониженной возбудимости нервной системы. Поэтому педагогическая работа с ребенком должна проводиться без окриков, в спокойной обстановке. Важно помнить, что положительный эмоциональный фон – непременное условие эффективного воспитания.

Внутреннее торможение (дифференцировочное торможение) имеет также большое значение для обучения ребенка письму, чтению, рисованию, в процессе выработки у детей трудовых навыков и т.д. В связи с этим можно предполагать, что успеваемость и дисциплинированность детей и подростков в школе в какой-то степени определяются особенностями протекания у них тормозных процессов.

Торможение обеспечивает нам тонкую коррекцию нашей деятельности соответственно воздействиям окружающей среды, «стирая» уже ненужные, биологически нецелесообразные условные реакции и способствуя образованию новых. Представляя собой отражение единого нервного процесса, возбуждение и торможение являются необходимым условием проявления важнейшей функции коры головного мозга, лежащей в основе психической деятельности человека, – процессов анализа и синтеза раздражителей.

7. Аналитико-синтетическая деятельность головного мозга и динамический стереотип

В естественных условиях нам приходится встречаться со множеством раздражителей и их отдельных компонентов. Для того чтобы выбрать из всего бесконечного множества раздражителей лишь те, которые являются биологически и социально значимыми для нас, необходимо, чтобы наш мозг обладал способностью к *анализу* различных воздействий на организм, способностью разделять (дифференцировать) отдельные элементы среды.

Для последующей адекватной для данных раздражителей реакции организма обязательными являются и процессы *синтеза* раздражений, проявляющиеся в способности мозга связывать и обобщать, объединять отдельные раздражители в единое целое.

Оба эти процесса неразрывно связаны и осуществляются нервной системой постоянно в процессе высшей нервной деятельности.

В своей наипростейшей форме процессы анализа и синтеза раздражителей наблюдаются уже в рецепторном аппарате. Рецепторы способны не только анализировать раздражения по их качеству (зрительные, вкусовые, температурные и т.д.), но и осуществлять их синтез. Наиболее сложные

процессы анализа и синтеза идут в зрительных рецепторах, поэтому глаза образно называют «вынесенным на периферию мозгом».

Процессы анализа и синтеза идут и на других «этажах» нашего мозга: в спинном мозге, в стволовой части головного мозга и в его больших полушариях. Ведущее значение в осуществлении этих важнейших процессов условно-рефлекторной деятельности принадлежит коре больших полушарий.

Примером наиболее сложных аналитико-синтетических процессов коры головного мозга является образование *динамического стереотипа*. Образование динамического стереотипа связано с предъявлением животному или человеку в течение длительного периода времени определенной последовательности системы или комплекса раздражителей, вызывающих различные условные реакции. Например, первый сигнал – звонок – вызывает у собаки условно-рефлекторное поднятие лапы. Второй сигнал – включение электрической лампы – вызывает слюноотделение. На третий сигнал – метроном – животное поворачивает голову вправо и т.д. Если подобную процедуру повторять в течение многих дней, то у собаки весь этот комплекс раздражителей объединится в единое целое и достаточно одного первого раздражителя, чтобы воспроизвести в выработанной последовательности все указанные выше условные рефлексы. Образование различных динамических стереотипов имеет для нас громадное значение. Их выработка происходит уже в первые месяцы постнатальной жизни и протекает до ее последних дней.

Особенно важно образование динамических стереотипов в первые годы жизни человека, так как динамическая стереотипия лежит в основе процессов обучения и воспитания, выработки у ребенка различных привычек, навыков и определенной системы поведения. Именно эти ранние динамические стереотипы являются особенно прочными и в значительной степени определяют потом весь образ жизни взрослого человека.

8. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий

В основе поведенческих реакций организма, обеспечивающих ему приспособление к окружающей среде, лежит аналитико-синтетическая деятельность коры больших полушарий, объясняющаяся сложным взаимодействием процессов возбуждения и торможения. Эта яркая мозаика возбужденных и заторможенных участков коры мозга характеризуется высокой подвижностью и взаимными переходами. Участки, возбужденные в данный момент, уже в следующий миг оказываются заторможенными, а возбудительный процесс захватывает новые. Способность процессов возбуждения или торможения распространяться по коре головного мозга называют *иррадиацией*.

Наряду со свойством иррадиировать нервные процессы способны и *концентрироваться* в какой-либо точке коры. Этими двумя качествами: иррадиацией и концентрацией нервных процессов – можно объяснить многие стороны высшей нервной деятельности. Так, в примере с выработкой у собаки дифференцировки на частоту 1000 Гц предъявление звука в 800 Гц вначале также вызывало условный рефлекс, т.е. наблюдалось так называемое явление генерализации условного рефлекса. Это связано с иррадиацией возбудительного процесса. После выработки условного торможения на этот тон условный рефлекс вызывался только тоном в 1000 Гц, что свидетельствует о концентрации процессов возбуждения.

Аналитико-синтетическим процессам способствует также *индукция* нервных процессов. Очаг возбуждения или торможения вызывает в прилежащих корковых клетках противоположный процесс (*одновременная индукция*). После прекращения возбудительного или тормозного нервного процесса в данной точке коры также возникает противоположный процесс (*последовательная индукция*). Возникновение процессов торможения при последовательной индукции называют *отрицательной последовательной индукцией*, а процессов возбуждения после процессов торможения – *положительной*. Одновременное возбуждение нейронов, окружающих очаг торможения, называют *одновременной положительной индукцией*, а торможение нейронов, окружающих очаг возбуждения, – *отрицательной*.

Благодаря бесконечному движению и взаимодействию процессов возбуждения и торможения в КГМ происходит быстрая смена очагов возбуждения и торможения, создающая своеобразную функциональную мозаику. Характеризуя значение этих закономерностей в нервной деятельности, И.П. Павлов писал: «Деятельность больших полушарий, как, надо думать, и всей центральной нервной системы с ее двумя процессами – раздражения и торможения, управляется двумя основными законами: законом иррадиирования и концентрирования каждого из этих процессов и законом их взаимной индукции».

Таким образом, движение нервных процессов связано с их взаимной иррадиацией, индукцией и способностью к концентрации. Характер иррадиации, концентрации и взаимной индукции определяется силой нервных процессов, особенностями их сочетания и индивидуальными свойствами нервной системы.

ГЛАВА 7
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Лекция 17–20
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

1. Физиология высшей нервной деятельности. Типы высшей нервной деятельности.
2. Физиологические механизмы сна и сновидений.
3. Влияние стресса на организм.
4. Физиологические механизмы эмоций.
5. Физиологические основы внимания и воли.
6. Механизмы памяти.
7. Речь как основа сознания (физиологические аспекты).

1. Физиология высшей нервной деятельности. Типы высшей нервной деятельности

Предметом физиологии высшей нервной деятельности являются закономерности и функциональные механизмы мозга, особенно его высшего отдела – больших полушарий, обеспечивающие наиболее оптимальное взаимодействие организма с окружающей средой.

Термин «темперамент» (от лат. temperamentum) – надлежащее состояние, надлежащая соразмерность. Чаще всего под ним понимается характер человека, его поступки и отношение к болезни. Многие также трактуют темперамент как внешнее проявление типа нервной системы.

Еще в V веке до нашей эры древнегреческий врач Гиппократ предположил, что люди по своему темпераменту (включая поведение) могут отличаться друг от друга. Это объяснялось Гиппократом различным соотношением в организме 4 основных «соков»: крови, лимфы, или слизи, желчи и черной желчи. Гиппократ полагал, что только оптимальное соотношение этих «соков» определяет здоровье человека. Спустя почти 700 лет, т.е. во II веке нашей эры римский врач Клавдий Гален, исходя из учения Гиппократа, разработал первую классификацию темпераментов. Он выделил 9 видов темпераментов.

Однако в наше время используют только 4 из них – сангвинический, флегматический, холерический и меланхолический типы. Согласно концепции Гиппократа–Галена, преобладание горячей крови делает человека энергичным и решительным (т.е. сангвиником), избыток охлажденной слизи (флегмы) придает человеку черты хладнокровного и медлительного человека (флегматика), преобладание едкой желчи (холе) обуславливает

вспыльчивость и раздражительность (холерика), а черная испорченная желчь (мелан холе) определяет поведение вялого, унылого меланхолика.

Новой вехой в развитии представлений о типологических особенностях человека и животных явилась концепция И.П. Павлова о типах высшей нервной деятельности. Эта концепция занимала ведущее место в представлениях И.П. Павлова о высшей нервной деятельности.

И.П. Павлов считал, что как животное, так и конкретный человек обладают своим, индивидуальным способом реагирования на воздействия раздражителей. Эта индивидуальность определяется соотношением ряда функциональных характеристик нервной системы субъекта, т.е. свойствами нервной системы. К числу таких свойств, характеризующих нервную систему, И.П. Павлов относил три параметра – силу нервных процессов, уравновешенность нервных процессов и подвижность нервных процессов (возбуждения и торможения).

Сила нервных процессов связана с уровнем работоспособности нервных клеток. Слабые нервные процессы характеризуются неспособностью нервных клеток выдерживать сильные или длительные нагрузки, следовательно, эти клетки обладают низким уровнем работоспособности. Сильные нервные процессы связаны соответственно с высоким уровнем работоспособности нервных клеток.

Уравновешенность нервных процессов определяется их соотношением. Возможно преобладание одного из нервных процессов (например, возбуждения над торможением) или их уравновешенность.

Подвижность нервных процессов характеризуется скоростью возникновения возбудительного и тормозного процессов и способностью нервных клеток переходить из состояния возбуждения в тормозное или наоборот. Следовательно, нервные процессы могут быть высокоподвижными или инертными.

Таким образом, И.П. Павлов полагал, что индивидуальные особенности ВНД проявляются в различной скорости образования и упрочения условных рефлексов, в различной скорости выработки внутреннего торможения, в различной трудности переделки сигнального значения условных раздражителей, в различной работоспособности корковых клеток, а также в различных поведенческих реакциях организма, его общем тонусе, работоспособности и продуктивности. При этом для каждого индивидуума характерна своя комбинация основных свойств корковой деятельности, чем и определяется особенность ВНД. Такую определенную совокупность основных свойств корковой деятельности И.П. Павлов назвал *типом ВНД*. При этом И.П. Павлов считал, что сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов являются результатом унаследованных и приобретенных индивидуальных качеств нервной системы. Тип как совокупность врожденных и приобретенных свойств нервной системы, определяющих характер взаимодействия организма и среды, проявляется в особенностях функционирования

физиологических систем организма и прежде всего самой нервной системы, ее высших «этажей», обеспечивающих высшую нервную деятельность.

Первоначально И.П. Павлов и его сотрудники детально проанализировали типы ВНД и на основании сочетания трех параметров (силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов) выделили 96 типов ВНД, а его ученик В.К. Крауский – 120. Но затем, в результате многочисленных наблюдений, И.П. Павлов выделил только четыре, наиболее резко бросающихся в глаза типа ВНД – три сильных типа и один слабый, в том числе 1) сильный, уравновешенный, подвижный, или лабильный, тип; 2) сильный, подвижный, неуравновешенный (с выраженным преобладанием возбуждения над торможением), или «безудержный» тип; 3) сильный, уравновешенный, инертный тип; 4) слабый тип. При этом И.П. Павлов подчеркивал, что каждый из этих типов отличается друг от друга по адаптивным способностям и устойчивости к невротизирующим агентам. И.П. Павлов показал, что эти же четыре типа ВНД соответствуют одному из четырех видов темперамента Гиппократа–Галена (соответственно, сангвиническому, холерическому, флегматическому и меланхолическому).

Кроме того, И.П. Павлов считал, что люди отличаются между собой еще по одному важному параметру – по соотношению между первой и второй сигнальной системами. Поэтому он ввел понятие о специфических человеческих типах ВНД, выделив три основных – художественный, мыслительный, средний, а также еще один, но редкий – гениальный.

Таким образом, начиная с 20-х годов XX века в отечественной и зарубежной литературе благодаря работам И.П. Павлова утвердилось представление о том, что тип высшей нервной деятельности – это совокупность врожденных (генотип) и приобретенных свойств нервной системы, определяющих характер взаимодействия организма с окружающей средой и находящих свое отражение во всех функциях организма. Удельное значение врожденного и приобретенного в фенотипе может меняться в зависимости от условий. В необычных, экстремальных условиях на первый план в поведении выступают преимущественно врожденные механизмы ВНД.

Классификация и физиологическая характеристика типов высшей нервной деятельности

Сильный, уравновешенный, подвижный (лабильный), или сангвинический, тип темперамента характеризуется сильными нервными процессами и большой их подвижностью, большой легкостью перехода одного процесса во второй, легкостью выработки условных рефлексов и легкостью их торможения, ярко выраженной отрицательной и положительной индукцией, что ограничивает в коре головного мозга иррадиацию процессов возбуждения и торможения. Наличие одинаково сильных процессов возбуждения и торможения, с хорошей их подвижностью, обеспечивает высокие адаптивные возможности и устойчивость в условиях трудных жизненных ситуаций.

Люди, обладающие сангвиническим темпераментом, – это живые, деятельные, общительные, любознательные, легко и быстро переключающиеся с одного вида деятельности на другой, мало подверженные срывам ВНД личности. Для таких людей характерны высокие адаптивные возможности и устойчивость в трудных жизненных ситуациях. Сангвиники разносторонни в своей деятельности и интересах. Они настойчивы в преодолении трудностей (это проявление силы нервных процессов), легко приспосабливаются ко всяким изменениям в жизненном укладе, относительно быстро перестраивают собственные привычки (это отражает высокую подвижность их нервных процессов), проявляют большое самообладание в критических ситуациях, сдержанность и хладнокровие (это отражает их высокую уравновешенность). Сангвиники обладают исключительно высокой работоспособностью и кипучей энергией.

Дети этого типа отличаются подвижностью, живостью, любознательностью и в то же время дисциплинированностью.

Сангвинический тип – это поистине «золотой» тип темперамента человека.

Сильный, неуравновешенный, подвижный («безудержный»), или холерический, тип темперамента. Для него характерно выраженное преобладание процесса возбуждения над торможением (наличие сильного возбудительного процесса при относительной слабости тормозного процесса). Это проявляется высокой скоростью выработки положительных условных рефлексов и трудностью выработки всех видов внутреннего торможения (особенно торможения запаздывания). Кроме того, для него типична широкая иррадиация процесса возбуждения в коре головного мозга, не сдерживаемая тормозными процессами. В силу относительной слабости процессов внутреннего торможения этот тип может давать срывы ВНД в ситуациях, требующих сильного и длительного напряжения тормозных процессов. Представители данного типа ВНД способны тренировать и в значительной степени улучшать недостаточное торможение.

Люди холерического темперамента – это очень энергичные, увлекающиеся, смелые в суждениях, склонные к решительным действиям, не знающие меры в работе, которой они могут быть увлечены до самозабвения. В то же время они часто опрометчивы в своих поступках, не сдержанны и легко возбудимы (их неуравновешенность проявляется в высокой вспыльчивости, любой пустяк может вызвать взрыв гнева), не склонны к компромиссам, идут к достижению своей цели, не обращая внимания на окружающую социальную среду.

Для детей, обладающих холерическим темпераментом, характерны высокие познавательные способности, любознательность. Однако часто их более или менее ровное поведение нарушается кратковременными вспышками необоснованного возбуждения, выражающимися в различных аффективных реакциях и агрессивных действиях.

Сильный, уравновешенный, инертный, или флегматический, тип темперамента. Для этого типа характерны способность к выработке очень стойких условных рефлексов и не менее прочных дифференцировок, но в то же время незначительная подвижность нервных процессов, т.е. инертность (процесса торможения), трудность переделки ранее выработанных рефлексов. Нервный процесс (возбуждение или торможение), возникающий в корковых клетках под действием раздражителя, длительно сохраняется, не обнаруживая тенденции к иррадиации. Поэтому при чередовании положительных и отрицательных раздражителей медленно и трудно осуществляется смена одного нервного процесса другим.

Человек флегматического темперамента – это неторопливый (и даже медлительный) в действиях, спокойный (для него характерна исключительная уравновешенность, ровность поведения, умение сдерживаться), малообщительный, отличающийся энергичностью, упорством и настойчивостью в достижении цели, высокой работоспособностью (это отражает силу нервных процессов), устойчивостью к стрессовым воздействиям. Однако для них всегда является большой проблемой переделка стереотипов, а потому характерно постоянство привязанностей, постоянство привычек, иногда доходящее до педантизма, негативное отношение к смене привычек.

Дети-флегматики отличаются спокойным, хорошим поведением, трудолюбием, медлительностью движений. Для них характерна медленная, спокойная речь. Спокойные в обычных условиях, дети этого типа обнаруживают значительную активность в трудных условиях.

Слабый, или меланхолический, тип темперамента. Этот тип ВНД характеризуется высокой чувствительностью, но низкой работоспособностью (низкой выносливостью) корковых нейронов, слабостью обоих нервных процессов (возбуждения и торможения), нестойкостью условных рефлексов, легким развитием запредельного торможения даже при использовании небольших по силе раздражителей. Слабость нервных процессов у представителей данного типа может существовать в различных градациях. В то же время представители этого типа (так же, как и сильного) обладают различными степенями уравновешенности и подвижности нервных процессов, но слабость процесса возбуждения сглаживает значение этих различий. Слабость возбудительного и тормозного нервных процессов обуславливает чрезвычайную уязвимость этого типа в стрессовых ситуациях, т.е. низкую адаптируемость к условиям окружающей среды. Это повышает вероятность развития невротических расстройств и снижает уровень здоровья. С другой стороны, именно повышенная чувствительность нервной системы меланхолика обеспечивает ему своеобразную приспособляемость к неблагоприятным условиям внешней среды. Меланхолики встречаются сравнительно редко.

У человека меланхолический темперамент проявляется в том, что называют «слабостью характера», т.е. в легком подчинении чужой воле, неспособности настоять на своем. Таким образом, меланхолики – это люди

слабовольные, боящиеся трудностей, всегда находящиеся во власти опасений, тревожного чувства, тоскливого настроения (чаще всего чувства меланхолика окрашены в мрачные тона), робкие и замкнутые. Они обладают повышенной впечатлительностью, склонностью к преувеличению жизненных трудностей. В чрезвычайных обстоятельствах меланхолики впадают в панику. Такие люди избегают общества, боятся всякой ответственности.

Дети этого типа внешне тихие, боязливые, робкие.

К частным типам ВНД относят следующие:

- *художественный тип* характеризуется превалированием первой сигнальной системы над второй, т.е. у представителей художественного типа ярко выражена деятельность первой сигнальной системы (это не означает, что у них слабо развита вторая сигнальная система – она у них такая же, как у людей среднего типа). Для художественного типа характерно образно-эмоциональное мышление: познавательные процессы и творческая деятельность преимущественно ориентированы на яркие художественные образы. От людей среднего типа они отличаются необычайной остротой, яркостью и полнотой непосредственного восприятия действительности, в том числе яркостью зрительного и слухового восприятия картины мира. Поэтому у них необычайная способность воспроизведения действительности в художественных образах. Именно этим отличаются от людей среднего типа художники всех категорий – живописцы, писатели, музыканты, артисты. Не случайно, что именно среди людей художественного типа много выдающихся деятелей культуры. По мнению И.П. Павлова, яркий пример художественного типа – Л.Н. Толстой;
- *мыслительный тип* характеризуется резким превалированием деятельности второй сигнальной системы над деятельностью первой сигнальной системы, которая у них развита не хуже, чем у людей среднего типа. Здесь доминирует словесно-логическое (отвлеченно-словесное) мышление над образным. Люди данного типа оперируют абстрактными понятиями, а ведущими для них являются стимулы второй сигнальной системы. Эти люди способны к глубокому познанию действительности, что дает им возможность теоретического предвидения, прогнозирования дальнейшего развития изучаемых явлений. Их отличает способность к логическому построению, отвлеченному мышлению. Мыслительный тип очень часто встречается среди выдающихся представителей точных, абстрактных наук, т.е. среди математиков и физиков;
- *средний тип* характеризуется относительной сбалансированностью деятельности первой и второй сигнальных систем действительности. Преобладающее число людей относится к среднему типу. Этот тип характеризуется гармоничным сочетанием образно-эмоционального и отвлеченно-словесного мышления. И.П. Павлов говорил про этих людей, что у них работа обеих систем соединена в должной мере;
- *четвертый типологический вариант (гениальный тип)* – те редкие представители человеческого общества, которые имеют особое развитие

одновременно первой и второй сигнальных систем. К ним И.П. Павлов относил гениальных личностей типа Леонардо да Винчи, способных одновременно и к художественному, и к научному творчеству.

Первая и вторая сигнальные системы. Формирование второй сигнальной системы действительности и развитие совместной деятельности сигнальных систем в онтогенезе

Все закономерности условнорефлекторной деятельности, описанные выше, являются общим для животных и человека. Общими являются анализ и синтез сигналов, приходящих от зрительных, слуховых и других рецепторов организма и составляющих первую сигнальную систему. У человека в процессе трудовой деятельности и социального развития появилась вторая сигнальная система, связанная со словесными сигналами, с речью. Эта система сигнализации состоит в восприятии слышимых и видимых слов. В отличие от условных рефлексов животных, отражающих окружающую действительность посредством конкретных зрительных, слуховых, обонятельных и других сигналов о происходящих событиях, речь отражает окружающую действительность посредством обобщающих отвлеченных понятий, выражаемых словами.

Вторая сигнальная система охватывает все функциональные структуры мозга и не имеет ограниченной локализации (табл. 5). Однако, некоторые структуры коры тесно связаны с осуществлением этой функции. В нижней фронтальной извилине находится участок, поражение которого делает невозможным устную речь – двигательный центр речи Брока. В височной извилине располагается область, при повреждении которой человек теряет способность понимать смысл услышанных слов – акустический центр Вернике. Поражение ангулярной извилины приводит к потере способности узнавать написанное – оптический центр речи.

Таблица 5 – Отличия первой и второй сигнальной систем

Воздействия и результаты	Первая сигнальная система	Вторая сигнальная система
1. Сигналы	Воспринимаемые в данный момент конкретные явления	Выраженные словами обобщающие понятия о явлениях
2. Подкрепления	Удовлетворение биологических потребностей в пище, защите, размножении	Удовлетворение социальных критериев норм поведения, этики, морали
3. Результат	Индивидуальное приспособление к окружающим условиям жизни	Коллективное приспособление путем переделки окружающей среды, накопление знаний и применение их на практике

При развитии второй сигнальной системы слово становится сигналом сигналов. Слово как комплексный раздражитель начинает формироваться со второй половины первого года жизни ребенка. Вначале сигналом служит весь

комплекс раздражителей и лишь постепенно их начинают заменять слова. Ребенок подрастает, обобщает все больше первичных сигналов, отвлекаясь от конкретного разнообразия, слово делается абстрактным понятием. Слово уже действует заключ енным в нем понятием, а не звуковой оболочкой.

Обе сигнальные системы человека действуют в непрерывной связи. Это проявляется в селективной и диффузной иррадиации. Селективная иррадиация заключается в распространении возбуждения из одной системы в другую. Временные связи, образованные на конкретные сигналы, передаются в систему их речевого обозначения. При диффузной иррадиации условная реакция вызывается не только словом, но и его синонимом.

Развитие сигнальных систем у ребенка

Формирование в коре временных связей первой сигнальной системы начинается у ребенка уже через несколько дней после рождения. В 7–10-дневном возрасте могут быть выработаны первые условные рефлексы. К концу 1-ого месяца возникают условные рефлексы на звуковые, а на 2-ом месяце – на световые сигналы. Скорость образования условных рефлексов быстро возрастает в течение первых месяцев жизни. Так, в возрасте 1 месяца необходимо произвести более десятка сочетаний условного и безусловного раздражений для выработки условного рефлекса, а в 2–4 месяца необходимо всего несколько таких сочетаний. Разные формы торможения условных рефлексов появляются неодинаково быстро. Раньше всего развивается дифференцировка, позже – запаздывающее торможение. Первые признаки развития второй сигнальной системы появляются у ребенка во второй половине 1-ого года жизни. Прежде всего, ребенок понимает слова, а потом начинает сам произносить их, в связи с чем первостепенное значение приобретает общения с реб енком.

Формирование второй сигнальной системы действительности и развитие совместной деятельности сигнальных систем в онтогенезе

Вторая сигнальная система человека, иначе говоря, его речь, является результатом длительной эволюции живой материи. Язык человека был одним из тех ведущих факторов, которые позволили ему выделиться из животного царства, развить мышление и создать человеческое общество. Для человека слово приобретает ведущее значение среди прочих сигналов действительности, становится, по словам И.П. Павлова, «сигналом сигналов».

В процессе индивидуального развития человека вторая сигнальная система приобретает ведущее значение в жизни ребенка только к 6–7 годам. В первые полгода жизни слова для ребенка вообще не имеют особого значения. Они воспринимаются им как простые звуковые раздражения. Формирование условных рефлексов на слова происходит только во второй половине первого года жизни. Однако на этом этапе слово еще не имеет самостоятельного значения и оказывает действие лишь как компонент сложного комплексного раздражителя. Например, слово «мать» вызывает адекватную реакцию ребенка вместе с другими раздражителями, действующими на

первую сигнальную систему: статокинетическими (связанными с положениями тела в пространстве), зрительными, слуховыми (голос матери), кожными (тепло материнских рук) и другими. Причем из всего сложного комплекса раздражителей слово до конца первого года жизни ребенка оказывается самым слабым по своему действию раздражителем. Такое соотношение сохраняется до 7–8 месяцев постнатального развития ребенка, и только к 10–12 месяцам слово заменяет весь комплекс раздражителей. Следовательно, в процессе развития второй сигнальной системы самостоятельное сигнальное значение слово приобретает только у годовалого ребенка. На этом этапе оно выступает как интегратор первого порядка. Слово лишь частично обеспечивает отвлечение от действительности, так как еще тесно связано с конкретным чувственным образом предмета. Например, слово «мяч» для годовалого малыша всегда относится к какой-либо конкретной игрушке.

К концу второго года жизни слово становится для ребенка интегратором второго порядка, т.е. начинает играть обобщающую роль. Слово теперь уже объединяет несколько предметов, с которыми играет ребенок. Иначе говоря, ребенок учится выделять существенные свойства предметов и объединять все предметы, обладающие этими свойствами.

Следующий этап развития второй сигнальной системы связан с дальнейшим усилением сигнального значения слов. С 3–3,5 лет ребенок начинает обобщать под словом «игрушка» различные игрушки: мячи, куклы, кубики и т.д. Наконец, в возрасте около 5 лет ребенок способен уже к высокой степени интеграции, для него становится доступным выделение существенных групповых свойств предметов и употребление таких широких понятий, как, например, слова «животные», «растения», «вещь» и др.

Усиление сигнального значения слов продолжается и далее в процессе воспитания и обучения ребенка. Не останавливается этот процесс и у взрослого человека, особенно у тех, кто продолжает образование.

Физиологической особенностью этого процесса является формирование в коре головного мозга широкой системы условно-рефлекторных связей между очагами возбуждения, вызванными действием предмета как комплексного раздражителя, и очагами возбуждения, вызванными словами, представляющими собой также сложный комплексный раздражитель. В результате образуется единая функциональная структура, объединяющая непосредственное действие ощущений от предмета и действие словесного раздражителя (звуковые компоненты, зрительные и кинестетические) от мышц речедвигательного аппарата.

Таким образом, у человека в процессе онтогенеза происходит постепенное изменение соотношений между первой и второй сигнальными системами. На первых этапах постнатального развития преобладающее значение имеет первая сигнальная система. Затем в процессе развития ребенка в результате его общения со взрослыми и обучения сигнальное значение начинает приобретать слово. Свое самостоятельное значение слова получают

только к концу первого года жизни или к началу второго. К 5–7 годам, т.е. к моменту, когда ребенок овладевает свободной речью, вторая сигнальная система становится ведущей. Однако первая сигнальная система еще сохраняет свое значительное влияние. Это необходимо учитывать в учебно-воспитательной работе с детьми и помнить, что в этом возрасте для закрепления полезных навыков и привычек, говоря физиологическим языком, для выработки полезных стереотипов, не следует злоупотреблять словом. Слова следует всегда сочетать с действием конкретных раздражителей.

2. Физиологические механизмы сна и сновидений

Сон как компонент циркадного ритма

Нормальный человек всегда находится в одном из двух состояний – либо он бодрствует, либо спит. Оба эти состояния являются компонентами единого циркадного ритма. Человек не может бодрствовать бесконечно, не прерывая этот процесс сном, также как и не может бесконечно спать. В среднем, у взрослого здорового человека после 16–17-часового бодрствования наступает сон, а спустя 7–8 часов – бодрствование. Только так, тратя 1/3 часть жизни на сон, человек может жить долго, сохраняя до глубокой старости умственную и физическую работоспособность. Некоторые животные, например, медведь, для своего длительного существования вынуждены зимой погружаться в зимнюю спячку. Длительность бодрствования и сна, характер их чередования на временной оси жизни – все это определяется механизмами мозга, которые по своему происхождению являются врожденными.

Сон является одним важным периодом циркадного ритма, при котором реализуется важный для человека инстинкт – инстинкт сновидений, благодаря которому в своих «мыслях» во сне человек избавляется от мучающих его во время бодрствования внутренних проблем (рис. 2).

Виды сна. У человека и многих животных периоды естественного сна и бодрствования приурочены к суточной смене дня и ночи. Взрослый человек спит один раз в сутки, с 23–24 часов до 6–7 часов. Такой сон называется монофазным. Если же смена сна и бодрствования происходит несколько раз в сутки, сон называется полифазным (например, у детей первых трех лет жизни), в том числе дифазным (у детей в возрасте 3–7 лет). У ряда животных наблюдается также сезонный сон (спячка), обусловленный неблагоприятными для организма условиями среды: холод, засуха и т.д.

При нарушении механизмов сна и бодрствования может развиваться патологический сон. У одних людей это выражается появлением периодической спячки по типу сезонной спячки животных, у других сон затягивается на месяцы или годы (летаргический сон), у некоторых людей наблюдается нарколепсия, которая проявляется приступами дневной сонливости (пиквикский синдром) или нарушениями ночного сна, например, снохождением, или лунатизмом.



Рис. 2 – Циркадные ритмы.

Существует искусственный сон:

- медикаментозный – который вызывается у человека и животных введением в организм барбитуратов, транквилизаторов и других снотворных веществ,
- наркотический – вызывается у человека и животных введением в организм эфира, хлороформа, закиси азота и других наркотических веществ,
- электронаркоз – вызывается у человека воздействием слабого электрического тока на мозг,
- гипнотический – вызывается с помощью словесного внушения и специальных пассов.

Наличие искусственного сна показывает, что механизмы, ответственные за смену сна и бодрствования, а также обеспечивающие сонное состояние, с одной стороны, весьма чувствительны к химическим воздействиям извне, а с другой стороны – они могут управляться нашим сознанием.

В целом, классификация предусматривает выделение следующих видов сна:

1) естественный, в том числе ежесуточный (монофазный или полифазный) и сезонный;

2) патологический (инсомнии, гиперсомнии и парасомнии);

3) искусственный (медикаментозный сон, наркоз, электронаркоз, гипноз).

Стадии и фазы естественного сна человека

Сон человека имеет правильную циклическую организацию. Электроэнцефалографический анализ ночного сна, который в среднем, у взрослого человека длится 7–8 часов, позволяет, в соответствие с представлениями У. Демента

и Н. Клеймена, а также других исследователей, выделять пять стадий сна (рис. 3). Первые четыре относят к медленной фазе сна (первые две стадии называют фазой засыпания), а пятая стадия – к быстрой фазе сна. Медленную фазу сна принято называть медленным сном, (ортодоксальным сном), а быструю фазу сна – быстрым сном, (парадоксальным сном). Средняя продолжительность стадий сна (в процентах об общей длительности ночного сна) такова:

- первая стадия (стадия дремоты, или засыпания) – 5–10%,
- вторая стадия (стадия сонных веретен, или неглубокий, поверхностный сон) – 40–50%,
- третья стадия (или дельта-сон) – 12–15%,
- четвертая стадия (или дельта-сон) – 8–12% (вместе обе эти стадии – 20–25%), пятая стадия (или быстрый сон) – 17–25%.



Рис. 3 – Цикл сон-бодрствование.

Первая стадия является переходной от состояния бодрствования ко сну. Ее длительность не больше 10–15 мин. В поведении эта стадия соответствует периоду дремоты с полусонными мечтаниями и сноподобными галлюцинациями. В эту стадию могут интуитивно появляться идеи, способствующие успешному решению той или иной проблемы.

Вторая стадия занимает достаточно много времени. Наиболее яркой ее чертой является наличие в ЭЭГ «сонных веретен. С их появлением происходит отключение сознания, а в паузы между веретенами человека легко разбудить.

Третья стадия характеризуется всеми чертами второй стадии.

Четвертая стадия характеризуется преобладанием в ЭЭГ медленных дельта-колебаний с частотой 2 Гц и менее, занимающих более 50% эпохи записи ночного сна. Вместе эти две стадии, которые называются дельта-стадиями, продолжаются чуть больше 26% времени от всего ночного сна. Они составляют основу медленного сна (дельта-сна). Эти стадии, особенно,

четвертая – наиболее глубокие стадии сна, характеризующиеся наивысшим порогом пробуждения и самым сильным отключением от внешнего мира, т.е. в этих стадиях разбудить человека достаточно трудно. При пробуждении в этой стадии человек с трудом ориентируется, в наибольшей степени компрессирует время (недооценивает длительность предшествующего сна). Дельта-сон преобладает в первую половину ночи. Именно в это время возникают около 80% сновидений, и именно в этой стадии возможны приступы лунатизма и ночные кошмары, однако человек почти ничего из этого не помнит.

На протяжении всех четырех стадий медленного сна тонус скелетной мускулатуры прогрессивно падает; при этом человек способен длительно сохранять определенную позу тела. Однако тонус мышц, закрывающих веки, а также кольцевых мускулов, запирающих мочевой пузырь и прямую кишку, в этот период повышен. По мере погружения в сон замедляется работа сердца, уменьшается объем циркулирующей крови, урежается частота дыхания, хотя при этом имеет место избыточное кровенаполнение легочных сосудов. В целом, в фазу медленного сна ритмы сердца и дыхания становятся более равномерными. В этот период сужаются зрачки, розовеет кожа, усиливается потоотделение, снижаются слюноотделение, уменьшаются секреторная и двигательная активность пищеварительного тракта, падает интенсивность мочеобразования. Температура тела по мере углубления медленного сна снижается, в среднем на 0,5°; в конечном итоге за весь период ночного сна температура тела у женщин падает до 35,6°С, а у мужчин до 34,9°С; при пробуждении она восстанавливается. Однако, несмотря на снижение уровня обмена веществ во время фазы медленного сна активизируются процессы восстановления работоспособности всех клеток организма, интенсивно идет их размножение, происходит замена белков. В течение всей ночи у человека активизируется рост волос и ногтей. Все это связано с тем, что во время медленного сна возрастает секреция гормона роста, стимулирующего тканевой обмен.

Пятая стадия, отрытая в 1953 году Н. Клейменом, характеризуется наличием на ЭЭГ быстрых колебаний электрической активности, близких по значению к бета-волнам. Это напоминает состояние бодрствования. Вместе с тем в эту стадию человек находится в полной неподвижности вследствие резкого падения мышечного тонуса (при наличии мышечных подергиваний в отдельных группах мышц). Однако глазные яблоки под сомкнутыми веками периодически (5–50 раз) совершают быстрые движения. Если разбудить спящего во время быстрого сна, то приблизительно в 90% случаев можно услышать рассказ о ярком сновидении, причем точность деталей будет существенно выше, чем при пробуждении из медленного сна. Вместе с тем у слепых от рождения людей, которым снятся только звуки и ощущения, быстрые движения глаз во время этой стадии отсутствуют.

Помимо указанных признаков, в эту стадию наблюдается:

- мощная активация вегетатики («вегетативная буря»);

- усиление секреции гормонов коры надпочечников, в том числе глюкокортикоидов (как в период бодрствования при наличии стресса);
- усиление мозгового кровотока;
- изменения частоты сердечных сокращений (от тахикардии к брадикардии);
- различные формы аритмий;
- эпизодические подъемы и падения кровяного давления;
- изменения дыхания (появление серий частых вдохов-выдохов с последующей паузой вплоть до длительной остановки дыхания).

Полагают, что сочетание этих факторов может привести к внезапной смерти во время сна, например, за счет остановки дыхания при появлении ночного кошмара. В тоже время секреторная и моторная активность пищеварительного тракта практически отсутствует. Для стадии быстрого сна очень характерно наличие эрекции полового члена и клитора; эта реакция наблюдается с момента рождения. В этой связи полагают, что отсутствие эрекции у взрослого человека во время быстрого сна свидетельствует об органических поражениях головного мозга, а отсутствие ее у детей является одним из признаков нарушения сексуального поведения во взрослом состоянии.

Ночной сон обычно состоит из 4–6 циклов. Каждый цикл длится примерно 60–100 минут. Он начинается фазой медленного сна, которая спустя 50–70 минут сменяется на 10–20 минут фазой быстрого сна, после чего вновь наступает фаза медленного сна и т.д. В отличие от многих животных, человек не просыпается после каждого цикла сна. В первых двух циклах преобладает медленный сон, в последних – быстрый сон. Глубина сна при этом постепенно уменьшается. Продолжительность медленного сна составляет 75–80%, а быстрого – 15–25% от общей продолжительности ночного сна. У взрослого человека на долю медленного сна приходится 6,5 часов, а на фазу быстрого сна – 1,5 часа. У новорожденного – на долю быстрого сна приходится 50–80% от общей длительности сна.

Ранее считалось, что сон необходим для «отдыха» нейронов головного мозга и поэтому сон должен характеризоваться снижением активности нейронов мозга в этот период. Однако исследования электрической активности отдельных нейронов мозга во время сна показали, что во время сна в целом не происходит уменьшения средней частоты активности нейронов по сравнению с состоянием спокойного бодрствования. В быстром же сне спонтанная активность нейронов может быть даже выше, чем при напряженном бодрствовании! Во время сна обменные процессы в коре больших полушарий не падают (фаза медленного сна), как можно было бы ожидать, а, наоборот, возрастают (в фазу быстрого сна), в результате чего мозг спящего человека потребляет примерно на 10% больше кислорода, чем мозг бодрствующего человека. Таким образом, можно утверждать, что мозг активен во время сна, хотя эта активность качественно иная, чем при бодрствовании, и в разных стадиях сна имеет свою специфику.

Одновременно с этими процессами кора больших полушарий во время всех стадий сна, как правило, прекращает контакт с окружающей средой за счет «выключения» основных сенсорных систем, связывающих организм с внешним миром. Пороги всех видов чувствительности (зрение, слух, вкус, обоняние и осязание) во сне возрастают. По величине порога можно судить о глубине сна. Во время первых четырех стадий пороги восприятия увеличиваются на 30–40%, в то время как в фазу быстрого сна – на 400%. Рефлекторная функция во время сна резко ослаблена. Условные рефлексы заторможены, безусловные значительно понижены. При этом некоторые виды корковой деятельности и реакции на определенные раздражители могут сохраняться во время нормального периодического сна. Например, спящая мать слышит звуки движений больного ребенка. Такое явление получило название частичного бодрствования, что И.П. Павлов объяснял наличием «сторожевых» пунктов в коре больших полушарий.

Возрастные нормы потребности человека во сне

Потребность во сне относится к важнейшим витальным потребностям организма. Она зависит от возраста. Так, общая продолжительность сна составляет:

- новорожденных 20–23 часа в сутки,
- в возрасте от 6 месяцев до 1 года – около 18 ч,
- в возрасте от 2 до 4 лет – около 16 ч,
- в возрасте от 4 до 8 лет – 12 ч,
- в возрасте от 8 до 12 лет – 10 ч,
- в возрасте от 12 до 16 лет – 9 ч.

По мере взросления изменяется соотношение фаз внутри цикла сна – сокращается быстрый сон и относительно возрастает медленный сон – к 14 годам цикл сна достигает 90 мин.

Взрослые спят в среднем 7–8 ч в сутки. Некоторые люди постоянно спят на 1–2 часа меньше. Историки сообщают, например, что Наполеон, Эдисон и Черчиль имели короткий сон. Другие спят на 1–2 часа больше. Среди великих людей в этом списке был и А. Энштейн.

Люди старше 60 лет, страдающие различными заболеваниями, спят менее 7 ч в сутки. В то же время практически здоровые люди этого возраста спят более 8 ч в сутки. При увеличении продолжительности сна у «малоспящих» пожилых, людей наблюдается улучшение самочувствия. В среднем, после 70 лет люди спят по 11–13 ч. После 70 лет часто наблюдается невротическая бессонница – редуцируется медленный сон, сон становится прерывистым, нарушаются циклы сна.

Недосыпание отражается на состоянии человека и общества, являясь в значительной мере причиной аварий, катастроф и низкого уровня здоровья. Если длительность ночного сна уменьшена на 1,3–1,5 ч, то это сказывается на состоянии бдительности днем. Даже небольшое хроническое недосыпание на (1–2 ч) чревато серьезными нарушениями в работе, если она

постоянно требует высокого уровня внимания. Уже давно было показано, что потребность сна у молодежи в среднем составляет 8,5 ч за ночь. Продолжительность ночного сна в 7,2–7,4 ч является недостаточной, а сон менее 6,5 ч в течение длительного времени может подорвать здоровье. Эффект «накопления нехватки сна» полностью исчезает уже после первого 10-часового периода «восстановительного» сна.

Исследования показывают, что лишение сна в течение 3–5 суток вызывает непреодолимую потребность во сне, при этом у человека наблюдается снижение скорости психических реакций, снижение настроения, дезориентация в окружающей среде, резкое снижение умственной и физической работоспособности, а также нарушается результативность всех психических процессов и явлений – памяти, мышления, речи, внимания, воли. Появляются различные нарушения моторики (тремор и тики), галлюцинации. При более длительном лишении сна могут возникнуть психопатии и иные расстройства психики. Вместе с тем, изменения вегетативных функций при длительной депривации сна невелики, отмечается только небольшое понижение температуры тела и незначительные замедления пульса.

Функции медленного и быстрого сна

В настоящее время сон в целом рассматривают как фазу суточного (циркадианного) биоритма, выполняющую адаптивную функцию. По мнению известного физиолога Дж. Моруцци, сон необходим для восстановления тех процессов, которые лежат в основе обучения, восприятия и сознания.

Функциональное значение отдельных стадий сна различно. Во время медленного сна происходят восстановительные процессы в различных тканях и органах организма. В этот же период совершаются в основном и ростовые процессы, так как содержание в крови соматотропного гормона гипофиза (гормон роста) в данной фазе наиболее высоко. Многие считают, что в коре больших полушарий во время медленного сна происходит упорядочение информации, накопленной во время бодрствования, в том числе перевод информации из блоков кратковременной памяти в блоки долговременной памяти. Консолидация осуществляется намного легче и эффективнее, так как в этот период ограничен приток сенсорной информации из среды. При этом, в процессе перевода информации из блоков кратковременной памяти в блоки долговременной памяти часть информации, не имеющей биологической значимости, вытесняется, что приводит к снижению информационной перегруженности мозга. Предполагается, что хаотичность и обрывочность вытесняемой информации отражается при медленном сне в ночных кошмарах – тягостных эмоциональных переживаниях, не имеющих смысловой нагрузки.

Во время медленного сна происходит восстановление деятельности соматических органов, что способствует восстановлению физической и умственной работоспособности. Этот процесс во время сна сопровождается мышечной релаксацией и приятными переживаниями. Во время медленного

сна повышается синтез белковых макромолекул, которые в дальнейшем используются во время быстрого сна и в период бодрствования.

Во время быстрого сна осуществляется восстановление функций нейронов мозга. Предполагается также, что быстрый сон выполняет функцию «предохранительного клапана» в период ночного сна, позволяющего разряжаться избытку энергии, пока тело полностью лишено движения.

Согласно информационной теории, которая в настоящее время является доминирующей, быстрый сон способствует закреплению в памяти информации, полученной во время бодрствования. Об этом свидетельствуют различные данные. В частности, показано, что высокому уровню интеллектуального развития соответствует большая продолжительность быстрого сна.

Согласно гипотезе В. Ротенберга и В. Аршавского, быстрый сон необходим для осуществления поисковой активности, задачей которой является компенсация состояния отказа от поиска в бодрствовании. Например, у человека попадание в новую, незнакомую обстановку повышает готовность к активному реагированию на неожиданности, усиливает ориентировочно-исследовательское поведение. Такая ситуация приводит к уменьшению доли быстрого сна в общей структуре сна. При маниакальных состояниях, характеризующихся высокой, хотя совершенно неупорядоченной поисковой активностью, доставляющей удовольствие самим больным, быстрый сон сокращен. Он может составлять всего 15-18 мин за ночь (при норме 90–100 мин).

Один из известных исследователей физиологии сна А. Борбели считает, что в целом медленный и быстрый сон является способом реализации потребности восстановления функционального состояния коры больших полушарий. Уровень такой потребности возрастает по мере бодрствования и убывает во время сна, т.е. в процессе восстановления.

Природа и функциональное значение сновидений

Все взрослые люди каждую ночь во время быстрого сна и частично во время медленного сна видят сновидения – не менее 4–6 раз. Субъективная длительность сновидений соответствует объективной длительности периода быстрого сна. Таким образом, суммарное время «просмотра» сновидений составляет 60–100 минут за ночь. Однако, эти сновидения начинают достаточно быстро забываться, несмотря на продолжение длительного эпизода быстрого сна. Вот почему мы далеко не всегда можем вспомнить все подробности увиденного во сне. Некоторые люди утверждают, что они вообще не видят сны. На самом деле они не все могут их вспомнить после пробуждения. Это зависит от момента пробуждения, интенсивности и эмоциональной насыщенности сновидений, их необычности, а также от индивидуальных особенностей процессов памяти. В ряде случаев быстрое забывание содержания сновидений является механизмом психологической защиты.

У большинства людей отчеты о сновидениях в быстром сне более яркие, более сложные и фантастичные, более эмоционально окрашенные по сравнению со сновидениями в медленном сне, где преобладают

рациональные и реалистические элементы, сходные с мышлением в бодрствовании. Главное же различие заключается в продолжительности сновидений – сновидения в быстром сне более длительны. Возможно поэтому, при пробуждении в период быстрого сна сновидения лучше запоминаются.

Практически в 100% случаев сновидения включают в себя зрительные раздражители – образы, сцены. Слуховые раздражители проявляются, примерно, в 10% сновидений – оклик человека по имени, очень краткий разговор. Вкусовые и обонятельные раздражители в сновидениях почти не отображаются.

Цветные сновидения чаще видят люди с художественным типом ВНД, черно-белые сновидения – люди с мыслительным типом ВНД. Независимо от типа ВНД, цветные сновидения чаще испытывают люди, спящие на правом боку. При положительном эмоциональном статусе или же в уравновешенном психическом состоянии в цветных сновидениях преобладают мягкие, нежные краски, полутона. При отрицательных эмоциях сновидения окрашены в красные тона, при черно-белых сновидениях черный цвет приобретает очень интенсивную выраженность.

В сновидениях могут присутствовать реальные и необычные, фантастичные картины. И.М. Сеченов назвал сновидения «небывалыми комбинациями бывалых впечатлений». Любое воздействие может послужить поводом для развертывания целостной картины сновидения. П.К. Анохин, занимаясь изучением вопросов сновидений, наблюдал следующее. Спящему человеку подносили к подошве бутылку с теплой водой. Проснувшись, он рассказал, что ходил во сне по горячему песку и путешествовал по склонам Везувия, из которого прямо ему под ноги извергалась горячая лава. В сновидениях человек ощущает себя находящимся в быстро меняющейся обстановке, в которой пространственно-временные закономерности отсутствуют, но могут появляться события и люди из прошлого. При этом он не осознает себя видящим сновидение, в результате чего нет критического отношения к воспринимаемым событиям.

Анализ содержания сновидений показывает прямую его связь с отображением в мозге человека его реального окружения, с условиями деятельности человека во время бодрствования, с биологической значимостью получаемой сенсорной информации. Содержание сновидений во многом зависит от типа ВНД, от эмоционального статуса, от уровня половых гормонов, состояния физического и психического здоровья. События и ситуации, отражаемые в сновидениях, иногда могут охватывать очень большие периоды в жизни человека (это особенно ярко проявляется у людей, длительное время, находящихся в стрессовой ситуации).

Сны слепых от рождения людей или утративших зрение в возрасте до 5 лет, не содержат зрительные образы, а сны глухих людей не содержат слуховых ощущений, но богаты зрительными образами. Сновидения голодных людей постоянно сопровождаются картинами пиршеств, приемов пищи. При

долговременном половом воздержании в сновидениях присутствуют элементы сексуального характера. Сновидения у мужчин и женщин различаются. Как правило, в сновидениях мужчины более агрессивны, в то время как у женщин в содержании сновидений большое место занимают сексуальные компоненты.

Природа сновидений. О природе сновидений задумывается каждый человек. В древности сновидения рассматривались как врата в иные миры. В Древней Греции сновидения играли руководящую роль даже при выработке законов. Огромное значение приобретали «вещие сны», предсказывающие развитие будущих событий. Однако уже Аристотель учил, что сновидения – это не «язык богов», а явления, вытекающие из самой сущности человеческого духа, которые представляют собой результат особой деятельное мозга человека, его органов чувств.

Впервые систематические исследования роли сновидений предпринял основоположник психоанализа З. Фрейд. Он попытался доказать, что сновидения возникают на основе неудовлетворенных потребностей организма и служат способом удовлетворения общих для всех индивидуумов биологических мотивов – мотивов враждебности, сексуальности, голода. В этом ключе З. Фрейд рассматривал сновидения как особый и важный язык мозга. Он полагал, что сновидения являются продуктом нашей собственной психической активности.

При этом З. Фрейд предположил, что сновидения содержат не только явный, очевидный смысл, который можно изложить в пересказе, но и скрытый, неявный, который невозможно сразу осознать, или уяснить. Чтобы понять это второй смысл, необходима дополнительная информация о личности того, кто видел этот сон.

Согласно И.П. Павлову, сновидения являются результатом неопределенных сцепок возбуждения в сторожевых пунктах коры, что характеризует их фантастичность, но в то же время и лишает сновидения какой-либо информативной значимости для субъекта и психоаналитика.

Современные представления о природе сновидений и их функциональной роли. Активные теории сна

Взгляды З. Фрейда во многом составляют основу современных представлений о функциональной роли сновидений. Прежде всего, большинство исследователей полагает, что сновидения возникают в период быстрого сна и их содержание представляет собой результат психических процессов (мышления), проходящих на бессознательном уровне (преимущественно в правом полушарии). При этом основное содержание сновидений отражает попытку решения актуальных для субъекта проблем с помощью образного мышления. В образах сновидений, в их взаимодействиях между собой бессознательное мышление доводит до сознания наиболее приемлемые формы поведенческих актов и пути их осуществления, которые могут быть использованы во время бодрствования для удовлетворения данной потребности. Следовательно, процессы, протекающие в период быстрого сна и частично

отражаемые в сновидениях, являются способом удовлетворения неудовлетворенных в период бодрствования потребностей – биологических, социальных и идеальных. Таким образом, во время стадии быстрого сна с помощью психических процессов, отражающихся частично в сновидениях, осуществляется психологическая защита личности от неразрешенных конфликтов, или эмоциональная стабилизация. Один из ведущих специалистов по вопросам физиологии сна Роберте указывал, что человек, лишенный способности видеть сновидения, через некоторое время впадает в безумие, так как масса не сформировавшихся, обрывочных мыслей и поверхностных впечатлений накапливается у него в мозгу и подавляет нужные мысли.

Существует ряд примеров, подтверждающих «охранную» функцию сновидений.

Прежде всего, общая продолжительность сна изменяется за счет укорочения или удлинения фазы быстрого сна. В условиях полного комфорта, т.е. почти полного удовлетворения своих потребностей продолжительность фазы быстрого сна минимальна и при этом почти никогда не возникают сновидения. И, наоборот, у человека, активно ищущего выход из стрессовой ситуации, потребность в быстром сне и в сновидениях наиболее велика. Эти факты служат доказательством значения процессов, протекающих во время быстрого сна (и отражающих в сновидениях), как важного фактора адаптивной деятельности человека.

Еще одно доказательство – это часто встречающиеся жизненные ситуации, когда настойчивые попытки решения какого-либо вопроса в состоянии бодрствования оканчиваются безрезультатно, но сразу же после пробуждения ото сна новые пути решения этого же вопроса вырисовываются совершенно отчетливо. Это возникшее новое решение задачи является результатом активных поисков выхода из тупика, свершаемых на бессознательном уровне корой головного мозга. Примеров такого решения задач много, в том числе, взятых на основе автобиографических сведений выдающихся ученых, писателей, поэтов. Так, во время сна Д.И. Менделеев определил порядок расположения элементов в его периодической системе, что долго не удавалось ему во время бодрствования. Известный химик Кекуле во сне нашел формулу строения гетероцикла бензола, представившейся ему в сновидении в виде дракона, кусающего свой собственный хвост. А. Грибоедов во сне сложил план своей бессмертной комедии «Горе от ума», А.С. Пушкин многие свои стихотворения записывал набело после утреннего пробуждения. Рафаэль в сновидениях увидел образ знаменитой Мадонны, итальянский композитор Тартини увидел во сне играющего на скрипке черта и по пробуждению записал услышанную им во сне музыку – так была создана сложнейшая по исполнению соната «Дьявольские трели».

Приведенные примеры позволяют считать, что сновидения являются результатом осуществления во сне неосознаваемого мышления, направленного на удовлетворение имеющихся у человека различных потребностей,

что способствует более гармоничной адаптации организма к условиям окружающей среды. Поэтому анализ сновидений позволяет врачу-психотерапевту поставить правильный диагноз и найти путь к лечению больного.

Активные теории сна. Научное исследование физиологических механизмов сна началось с середины XIX века. К настоящему времени создано много различных теорий, которые можно свести в две основные группы. К первой группе относятся *гуморальные теории сна*, связывающие возникновение сна с накоплением в крови организма определенных химических веществ – *гипнотоксинов*. Однако работами П.К. Анохина и сотрудников было доказано, что гуморальные факторы играют второстепенную роль. В наблюдениях за сросшимися сиамскими близнецами, обладавшими только общим кровообращением, было обнаружено, что сон у них наступает неодновременно. Один близнец может спать, а другой – бодрствовать. Если бы главной причиной возникновения сна было накопление в крови гипногенных веществ, т.е. веществ, вызывающих сон, то оба сиамских близнеца спали бы одновременно.

Большей популярностью к настоящему времени пользуются теории, объясняющие возникновение сна изменениями в деятельности нервной системы.

Среди этих *неврогенных теорий* особое значение имела *кортикальная теория* И.П. Павлова. Изучение процессов торможения в КГМ позволило ему высказать предположение, что сон также является разновидностью тормозного процесса, распространившегося «сплошь на всю массу полушарий и на лежащие ниже отделы головного мозга». Согласно взглядам И.П. Павлова, сон представляет собой «охранительное торможение» и защищает корковые клетки от чрезмерного утомления. Этот тип сна был назван Павловым *активным*, так как его возникновение связано с действием тормозных условных раздражителей.

В отличие от активного возможно возникновение сна и при резком ограничении потока афферентных нервных импульсов в КГМ. Такой тип сна был назван Павловым *пассивным*. Например, помещение человека в темную звукоизолированную комнату при ограничении других раздражителей приводит к возникновению сонного состояния. Открытие активирующих и тормозных функций ретикулярной формации и других подкорковых отделов головного мозга, а также широкое применение электрофизиологических методов при изучении механизмов сна привели к значительным изменениям основных положений павловской теории сна.

Основные виды нарушения сна

Нарушение сна – является одной из ведущих причин низкого уровня психического и физического здоровья людей. Нередко нарушение сна представляет собой первый симптом психического заболевания. Причин, вызывающих нарушения сна, много. Среди них – недостаточность мозгового кровообращения, различные мозговые травмы, развитие опухолей мозга, эндокринные, инфекционные, психические заболевания, а также многочисленные

неврозы, вызываемые стрессами, нерациональной организацией жизнедеятельности и другими причинами.

Согласно классификации международной ассоциации центров по изучению сна (1979), имеется четыре основных варианта нарушений сна, в то числе:

1) диссомния – нарушение засыпания и продолжительности сна,

2) гиперсомния – чрезмерная длительность сна,

3) нарушение цикла «сон-бодрствование»

4) различные другие нарушения, связанные со сном.

Невропатологи А.М. Вейна и К. Хехта выделяют три основных варианта нарушений сна, в том числе

1) инсомнии – нарушения ночного сна,

2) гиперсомнии – нарушения бодрствования (патологическая сонливость),

3) парасомнии – нарушения, связанные со сном.

Инсомнии. Это нарушение засыпания при ночном сне (бессонница), нарушение глубины и продолжительности ночного сна. Инсомнии могут быть вызваны различными причинами:

- психофизиологическими (временными или постоянными),
- неврозами,
- эндокринными заболеваниями (сахарный диабет, гипертиреоз, гипотиреоз),
- органическими поражениями мозга (энцефалит, эпилепсия),
- заболеваниями внутренних органов,
- изменением привычного цикла «сон-бодрствование» (как вариант дезадаптации при переездах) и другими причинами.

Гиперсомнии, или патологическая (непреодолимая) сонливость – могут проявляться эпизодически. Их называют *параксизмальными гиперсомниями.* Среди них выделяют нарколепсию (дневное засыпание, каталепсия, галлюцинации). Гиперсомнии могут наблюдаться при неврозах, некоторых инфекционных заболеваниях, эндогенных психических заболеваниях и при эндокринных заболеваниях. В эту категорию входят летаргический сон, при котором человек в течение нескольких дней или нескольких лет лишен возможности бодрствовать. Он возникает как реакция на сильную эмоциональную травму или при вирусном поражении отдельных компонентов активирующей системы мозга.

Непреодолимый сон (как вариант гиперсомнии) может провоцироваться условиями, в которых совершается профессиональная или бытовая деятельность человека. Такая ситуация возникает во время пассивной езды на транспорте, при выполнении монотонной работы, а также при управлении различными транспортными средствами – автомобилем, троллейбусом, трамваем, электровозом, поездом метро, кораблем, самолетом, вертолетом. Непреодолимый сон может стать причиной трагедии.

Парасомнии. Это необычные действия, наблюдающиеся во время ночного сна. Выделяют четыре основных вида парасомнии:

1) двигательные парасомнии – сомна-булизм, говорение во сне, бруксизм (скрежетание зубами), ночные качания головой и туловищем, миоклония ног, ночной паралич;

2) психические парасомнии – ночные кошмары, устрашающие сновидения, «пьянение ото сна»;

3) вегетативные парасомнии – ночной энурез, дыхательное апноэ, нарушение деятельности сердечно-сосудистой системы (инфаркты, стенокардии, инсульты);

4) эпилептические припадки, связанные со сном.

Все эти явления рассматриваются как проявления невротического состояния. При нормализации состояния ВНД парасомнии проходят.

При нарушениях сна, особенно, при нарушениях засыпания, глубины и продолжительности сна, а также при гиперсомниях необходимо найти основную причину, вызывающую это состояние, и, по возможности, убрать ее (например, нормализовать цикл «активность-покой»). Чем рациональнее организован период бодрствования, тем лучше протекает сон. Если таким образом не удается нормализовать сон, то возможна медикаментозная его регуляция.

Сомнамбулия (снохождение, лунатизм) – явление снохождения, которое наблюдается в ночное время у некоторых людей в фазу медленного сна. Снохождение проявляется в том, что глубоко спящий человек выполняет сложные и исключительно точные по исполнению движения. Высокая возбудимость его сенсорных систем позволяет такому человеку реагировать на очень слабые внешние сенсорные воздействия – он прекрасно видит в темноте, ощущает малейшие шорохи, самые слабые касания к поверхности кожных покровов. Поведение человека во время приступа сомнамбулизма разнообразно. В самом легком случае человек может сесть в кровати, что-то пробормотать и снова заснуть (при этом на ЭЭГ наблюдается картина глубокого дельта-сна). В других случаях (при этом на ЭЭГ имеются признаки дремоты или даже бодрствования) сомнамбула встает, ходит, может одеться и выйти из дома. При этом глаза обычно открыты, лицо маскообразное и он может давать односложные ответы на простые вопросы. Поведение сомнамбулы часто отражает специфику его профессии – портные могут «шить», парикмахеры – подстригать воображаемых клиентов, продавцы – взвешивать товар. В этот период лунатик может писать стихи на родном и даже на иностранных языках (что для него не-возможно во время бодрствования). Иногда деятельность сомнамбулы, рожденная какой-то затаенной мыслью, сформированной во время бодрствования, может оказаться опасной – лунатик может нанести увечья когда-то обидевшему его человеку. Однако, независимо от характера поведения во время приступа сомнамбулизма, во всех случаях утром сомнамбула ничего не помнит о происшедшем с ним ночью.

Предполагается, что явления сомнамбулизма вызываются уменьшением тормозного воздействия нейронов голубого ядра на функции двигательной коры.

3. Влияние стресса на организм

Учение о стрессе – один из ведущих разделов современной медицины и биологии. Основоположником этого направления является Ганс Селье (1907–1982 гг.), который, будучи студентом Пражского университета, в 1926 г. опубликовал первые наблюдения о больных, страдающих самыми разными соматическими недомоганиями. У всех таких больных наблюдалась потеря аппетита, мышечная слабость, повышенное артериальное давление, утрата мотивации к достижениям цели. Он обозначил эти симптомы как «синдром просто болезни». Одновременно Г. Селье показал, что в организме у многих людей при болезни наблюдаются однообразные нарушения – изменения в коре надпочечников (гипертрофия, кровоизлияния), истощение лимфоидной ткани (лимфатических узлов, тимуса), изъязвление желудка. Для обозначения совокупности всех неспецифических изменений внутри организма он ввел понятие «стресс».

В 1936 г. Ганс Селье сформулировал свое представление о стрессе и одновременно ввел новое понятие – «синдром, вызываемый разными повреждающими агентами», или «общий адаптационный синдром», или «синдром биологического стресса». В отечественной литературе его нередко называют «генерализованным адаптационным синдромом».

Термин «стресс» взят из области физики, он отражает явление напряжения, давления или силы, прикладываемой к системе. В настоящее время существует сравнительно много различных определений стресса. По Г. Селье (1974), ***стресс*** – это неспецифическая реакция организма на любое требование извне.

Ученый считал, что стрессовая реакция представляет собой неспецифический набор психофизиологических изменений, который не зависит от природы фактора, провоцирующего стресс. Позднее, однако, было показано, что общая картина психологических реакций может быть весьма специфична. В ее формирование вносят свой вклад качественное своеобразие раздражителя, а также индивидуальные особенности организма. Поэтому выделяют различные виды стресса.

Различают стресс *кратковременный* и *хронический*. В случае *кратковременного* стресса в реакцию защиты вовлекаются уже имеющиеся программы реагирования и мобилизации ресурсов, причем это вовлечение кратковременно. При длительном воздействии стрессогенных факторов возможны два варианта. В первом случае происходят перестройки функциональных систем, ответственных за мобилизацию ресурсов. Причем нередко эти перестройки могут повлечь за собой тяжелые последствия для здоровья человека: сердечно-сосудистую патологию, заболевания желудочно-кишечного тракта и т.п. Во втором случае перестройка функциональных систем не происходит. При этом реакции на внешние воздействия имеют преимущественно локальный характер.

В связи с особенностями раздражителя, вызывающего стресс, различают также *физический и эмоциональный стресс*. При наличии физического стресса (физиологический) имеет место защита организма от воздействия физических факторов (ожог, травма, сверхсильный шум). Эмоциональный стресс (психоэмоциональный, психогенный, психологический) представляет собой защиту от психогенных факторов, вызывающих отрицательные эмоции. Часто термин «эмоциональный стресс» используют для обозначения тревоги, конфликта, эмоционального расстройства, переживания угрозы безопасности, неудачи и других эмоциональных состояний, которые развиваются у человека, когда он сталкивается с реальными психологически трудными ситуациями, либо считает их психологически трудными или неразрешимыми.

Г. Селье ввел также понятия об эустрессе и дистрессе. *Эустресс* представляет собой защитную реакцию организма, которая протекает без существенных «потерь» для него, т.е. с минимальными затратами. *Дистресс* обозначает защитную реакцию организма, которая происходит с ущербом для организма, с ослаблением его возможностей.

На ранней стадии развития стресса, как правило, улучшаются общее самочувствие и состояние здоровья в целом. Однако, продолжая нарастать, стресс достигает своего апогея. Эту точку можно назвать оптимальным уровнем стресса, потому что если стресс возрастает и дальше, то он становится вредным для организма. Чем больше интенсивность стрессорного воздействия, тем выше вероятность перехода эустресса в дистресс.

Стрессоры – это все факторы внешней или внутренней среды, которые могут нарушать здоровье человека или животного и наличие которых вызывает стресс-реакцию. Иначе говоря, стрессор – это стимул, вызывающий стрессовую реакцию.

Физический стресс возникает в результате воздействия раздражителя через какой-либо сенсорный или метаболический процесс. Например, удушье или слишком сильные физические нагрузки приобретают роль стрессоров, провоцирующих физический стресс.

Раздражитель может стать стрессором в результате его когнитивной интерпретации, т.е. значения, которое человек приписывает данному раздражителю, как это часто бывает при эмоциональном стрессе. Например, звук чужих шагов за спиной идущего по улице человека ночью на пустынной улице может оказаться сильным стрессором. Нередко эмоциональный стресс возникает в результате собственной позиции индивида. Человек реагирует на то, что его окружает, в соответствии со своей интерпретацией внешних стимулов, которая зависит от личностных особенностей, социального статуса, ролевого поведения и т.п.

Ряд раздражителей способен вызывать стрессовую реакцию в результате достаточно долгого их воздействия на человека.

Различают следующие виды стрессоров:

1) вредные факторы окружающей среды (загазованность, высокий уровень радиации, неблагоприятный микроклимат, например, работа в условиях низких температур, и др.);

2) нарушение физиологических процессов, например, при различных заболеваниях, независимо от вызываемой их причины;

3) необходимость ускоренной обработки информации, т.е. работа в условиях дефицита времени;

4) работа в условиях риска для собственной жизни или жизни других людей;

5) осознаваемая угроза жизни;

6) изоляция и заключение;

7) отсутствие контроля над событиями;

8) отсутствие цели в жизни (Селье считал ее одним из самых сильных стрессоров, вызывающих развитие патологического процесса, например, язвы желудка, инфаркта, гипертонии);

9) депривация – отсутствие раздражителей (депривация общения, депривация сна, депривация пищи).

Г. Селье утверждал, что на организм в любых условиях воздействуют стрессоры и поэтому стресс всегда есть. Уровень физиологического стресса (эустресса) наиболее низок в минуты равнодушия, но он всегда выше нуля. Приятные и неприятные эмоциональные возбуждения сопровождаются возрастанием физиологического стресса.

Значение стресса. Сущность реакции на стрессор заключается в активации всех систем организма, необходимых для преодоления «препятствия» (для защиты организма от угрожающих и разрушающих воздействий различной модальности – как психических, так и физических) и возвращения организма к нормальным условиям существования. Следовательно, стресс – это нормальное явление в здоровом организме, выполняющее защитную, или адаптационную, функцию.

Механизмы стресса. В реализации адаптационных реакций организма, направленных на противодействие повреждающему агенту, участвуют различные механизмы, которые объединены под термином «стресс» или «общий адаптационный синдром». Механизмы, участвующие в этом процессе, называют стресс-реализующими системами. Механизмы, которые препятствуют развитию стресс-реакции или снижают побочные отрицательные эффекты стресс-реакции, – это стресс-лимитирующие системы, или системы естественной профилактики стресса.

Любому сенсорному раздражителю, достигающему мозговых структур (кора больших полушарий, ретикулярная формация, гипоталамус, другие компоненты лимбической системы), всегда и при всех условиях даются две оценки – объективная (содержательная, смысловая, иррациональная) и субъективная, т.е. эмоциональная. В случае, если субъективная оценка говорит об угрозе, т.е. имеет негативную аффективную окраску (страх, гнев), то сенсорная

информация приобретает роль триггера, автоматически запуская последовательность соответствующих физиологических реакций, в том числе стресс-реакций. В случае, когда нет восприятия угрозы, стрессовой реакции не возникает.

Таким образом, стрессор – это фактор, интерпретация которого в мозге вызывает формирование негативной эмоциональной реакции. С этих позиций очень важен характер оценки событий и различных воздействий человеком. Поэтому профилактика стресса во многом связана с научением человека правильной оценке ситуации. В современном мире стрессовые реакции на психосоциальные стимулы являются не столько следствием самих раздражителей, сколько результатом их когнитивной интерпретации.

Сильное эмоциональное возбуждение (отрицательные эмоции) вызывает прежде всего активацию высших вегетативных центров, в том числе эрготропных ядер гипоталамуса (в основном, задние ядра) и, в целом, активацию симпатической нервной системы. Это повышает функциональные возможности сердечно-сосудистой и дыхательной систем, скелетных мышц. Одновременно, как показывают исследования последних лет, происходит повышение активности трофотропных ядер гипоталамуса, что увеличивает активность парасимпатической системы и тем самым обеспечивает высокие возможности восстановительных процессов, направленных на сохранение гомеостаза в организме.

Итак, активация симпатической и парасимпатической системы – это первый этап (или первый механизм) стресс-реакции, или общего адаптационного синдрома.

Если стрессор продолжает действовать, а возможности симпатической системы из-за ограниченности запасов медиаторов не позволяют противодействовать ему, то тогда включается второй этап (или механизм) стресс-реакции. Он получил название реакции «битвы-бегства». Центральный орган этого этапа – мозговой слой надпочечников. Реакция «битвы-бегства» рассматривается как мобилизация организма, подготавливающая скелетную мускулатуру к активности в ответ на действие стрессора. Она позволяет организму либо бороться с угрозой, либо бежать от нее. Предполагается, что началом этой реакции служит возбуждение дорсомедиальной части миндалевидного ядра, т.е. одного из важнейших компонентов лимбической системы. Из миндалевидного ядра мощный поток импульсов направляется к эрготропным ядрам гипоталамуса, оттуда импульсация направляется к грудному отделу спинного мозга, а затем к мозговому слою надпочечников. В ответ происходит выброс адреналина и норадреналина, в результате чего возрастает артериальное давление, увеличивается сердечный выброс, снижается кровоток в неработающих мышцах и органах, возрастает уровень свободных жирных кислот (активация липолиза), уровень триглицеридов, холестерина, глюкозы. Продолжительность реакции «битвы-бегства» примерно в 10 раз больше, чем продолжительность первой реакции, т.е. активации симпатической системы.

В целом, первые два этапа (механизма) стресс-реакции называют как симпато-адреналовая реакция (САР).

Однако если стрессор продолжает оказывать повреждающее воздействие, которое не компенсируется симпато-адреналовой реакцией, то наступает следующий этап в стресс-реакции – активация других эндокринных механизмов (эндокринных осей): адренокортикального, соматотропного и тиреоидного.

Особенности проявления стресса в современных условиях. Предполагают, что в жизни первобытного человека большинство стрессовых воздействий завершалось выраженной физической активностью организма, т.е. реакцией «борьбы или бегства». Реакцию, возникающую у современного человека при стрессе, в том числе при эмоциональном стрессе, нередко можно квалифицировать как неадекватное возбуждение примитивных защитных механизмов, когда организм активизируется для физической деятельности (борьбы или бегства). В условиях социальной регламентации поведения, как правило, нет места ни для борьбы, ни для бегства. Очевидно, что цивилизованный человек не может ударить своего оппонента, даже если абсолютно уверен в своей правоте. Поэтому в сегодняшнем мире стресс, нередко ограничиваясь только внутренними проявлениями, может приобретать затяжной характер. В этом случае у организма нет шансов нормализовать уже включившиеся механизмы стресс-реакции, хотя нервная система продолжает реагировать на стрессоры привычным для организма человека способом.

Клиника стрессовых состояний. Принято считать, что все симптомы, вызванные стрессом, являются психосоматическими. Это значит, что в ответе на стресс принимают участие все системы – нервная, эндокринная, сердечно-сосудистая, желудочно-кишечная и т.д. Очень часто, особенно после продолжительного стресса, вследствие истощения всего организма наступает слабость. Как правило, стресс вызывает ухудшение деятельности самого «слабого» звена в организме, уже больного органа, например, образование язвы желудка на фоне хронического гастрита. Ослабляя иммунную систему организма, стресс повышает риск инфекционных заболеваний и опухолевого процесса. Наиболее часто стресс влияет на состояние сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Так, показано, что при стрессе дыхание становится более частым. Если стресс длительный, то частое дыхание будет продолжаться до тех пор, пока не пересохнут слизистые поверхности носоглотки. Человек в этом случае чувствует боль в грудной клетке из-за спазма дыхательных мышц и диафрагмы. При этом вследствие ухудшения защитных функций слизистой оболочки носоглотки резко возрастает вероятность заболевания различными инфекционными заболеваниями.

Повышение уровня глюкозы в крови при стрессе вызывает цепную реакцию. В частности, повышение уровня глюкозы провоцирует усиленную секрецию инсулина, который, в свою очередь, способствует отложению глюкозы в виде гликогена в печени, мышцах и частичному превращению ее в жир. В результате действия инсулина концентрация глюкозы в крови

падает, и у человека возникает чувство голода, а организм требует немедленной компенсации. Это состояние, в свою очередь, стимулирует дальнейшую секрецию инсулина, и уровень сахара в крови продолжает снижаться.

Индивидуальные различия стресс-реакции. В 1974 г. М. Фридман и Р. Розенман отметили взаимосвязь стресса и заболеваний сердечно-сосудистой системы в зависимости от типа реагирования на стрессор. Авторы выделили два полярных типа поведения – тип А (симпатический) и тип Б (парасимпатический).

Тип А – это поведение, ориентированное на успех и жизненные достижения. При этом преобладает активность симпатического отдела вегетативной нервной системы. Для типа А характерны высокий уровень двигательной активности и постоянная готовность к действию. Люди этого типа поведения реагируют на стрессовое воздействие учащением пульса, ростом артериального давления и другими вегетативными реакциями, сопровождающими активацию симпатической нервной системы. Вот почему именно этот тип поведения значительно повышает риск сердечно-сосудистых заболеваний и скоропостижной смерти при наличии стрессовых ситуаций.

Тип Б – в тех же условиях люди реагируют по парасимпатическому варианту, т.е. снижением частоты сердцебиений и другими соответствующими вегетативными проявлениями. Для этого типа людей характерны снижение двигательной активности и относительно низкая готовность включаться в действие.

Перечисленные различия определяют разную чувствительность людей к стрессогенным воздействиям. Один из путей профилактики сердечно-сосудистых заболеваний состоит в том, чтобы уменьшить в репертуаре поведения пациента проявления типа А.

Стресс и болезни. За счет чрезмерного выделения глюкокортикоидов возможны различные побочные эффекты (плата за адаптацию к стрессору). Так, известно, что длительное выделение глюкокортикоидов приводит к существенному уменьшению продукции тестотерона, что снижает половое влечение и ведет к импотенции. Развиваются различные соматические заболевания: язвы кишечника, желудка, неспецифический язвенный колит, гипертония, аритмия, болезнь Рейно, мигренозные головные боли, бронхиальная астма, угри, экзема, крапивница, инфекции, опухоли (как результат иммунодепрессии), а также могут возникать нарушения психики – неврозы, депрессии. Следовательно, профилактика стресса – одно из важнейших направлений современной медицины.

4. Физиологические механизмы эмоций

Эмоционально-волевая сфера человека является предметом психологической науки, и в курсе возрастной физиологии мы рассмотрим только те примитивные физиологические механизмы, которые лежат в ее основе. Наше строго физиологическое изложение проблем эмоциональных реакций

человека не является попыткой биологизации этих сложных психических процессов, а связано с тем, что в последующем курсе психологии психологическая сторона этих вопросов будет рассмотрена специально и более полно.

Первая физиологическая попытка объяснить эмоции человека принадлежит И.М. Сеченову, который считал, что эмоции – это «рефлексы с усиленным концом в их последней трети». Важное значение имели исследования И.П. Павлова, связавшего появление эмоций с переделкой динамических стереотипов, сопровождавшейся тяжелым «нервным трудом».

Павловские взгляды на механизм эмоций получили развитие *в биологической теории эмоций* П.К. Анохина *и информационной теории эмоций* П.В. Симонова.

Изучение функциональной деятельности головного мозга животных и человека с помощью метода вживленных электродов показало наличие ряда нервных структур, ответственных за появление разнообразных эмоциональных реакций.

Наиболее широко представлены эмоциональные зоны в промежуточном мозге и в некоторых древних отделах больших полушарий – лимбических зонах. Раздражение этих зон вызывает у человека и животных реакции страха, агрессии, чувства голода и жажды, чувство насыщения и многие другие.

Эти филогенетически более древние низшие элементарные эмоциональные реакции, связанные с деятельностью подкорковых нервных структур головного мозга, относят к *протопатическим* (подкорковым) эмоциям. Их необходимо отличать от высших специфически человеческих *эпикритических* (корковых) эмоций, обусловленных деятельностью более молодых в эволюционном отношении корковых зон (например, моральные чувства человека).

Все многочисленные эмоциональные реакции с точки зрения физиологии делят на две группы: отрицательные и положительные эмоции. Возникновение отрицательных эмоций связано с дискомфортом организма, который может быть вызван нарушением постоянства его внутренней среды (гомеостаза) или неблагоприятными воздействиями внешней среды. Например, снижение в крови содержания сахара сопровождается чувством голода, а действие опасных для жизни факторов внешней среды – чувством страха.

Восстановление нарушенного внутреннего или внешнего спокойствия организма сопровождается *положительными эмоциями*, выражающимися в состоянии комфорта или наслаждения, например чувство насыщения после обеда или радость человека при спасении жизни своего друга.

Исходя из биологической теории эмоций П.К. Анохина, можно считать, что отрицательные эмоции возникают всегда, если система (организм) не может достичь полезного для себя результата. Положительные эмоции будут возникать при достижении функциональной системой полезного для ее существования результата. Информационная теория эмоций П.В. Симонова связывает их появление с избытком или недостатком информации об

удовлетворении потребностей. Недостаток информации вызывает отрицательные эмоции, а ее избыток – положительные.

Эмоции и их классификация

С физиологической точки зрения, *эмоция* – это активное состояние системы специализированных структур мозга, которое побуждает организм изменить поведенческую реакцию в направлении минимизации или максимизации этого состояния.

Выделяют следующие эмоциональные явления (схема 2).

Аффекты – это сильные кратковременные переживания, которые сопровождаются выраженными двигательными и вегетативными реакциями. У человека аффекты могут быть вызваны как биологически значимыми для него факторами, так и социальными. Отличительной особенностью аффектов является то, что они возникают во время наличной ситуации.

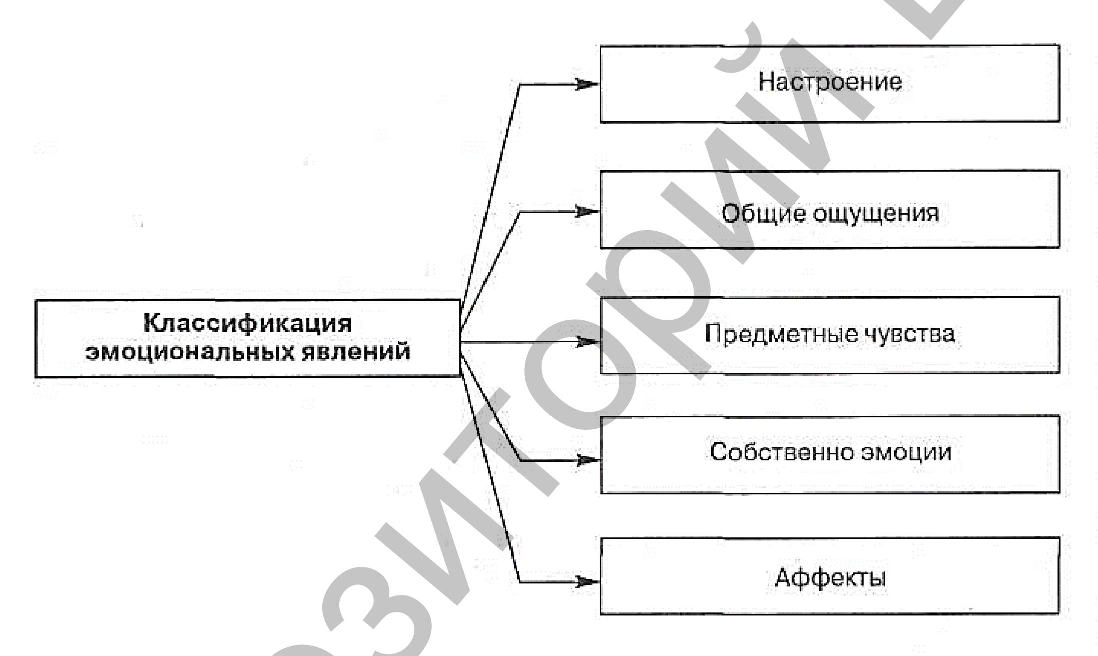


Схема 2. Эмоции и их классификация.

Собственно эмоции – это длительно текущее состояние, не всегда сопровождающееся внешним проявлением. Собственно эмоции возникают на основе представлений о пережитых и воображаемых ситуациях. Они выражают оценочное, субъективное отношение к складывающейся или возможной ситуации. Вследствие этого собственно эмоции могут предвосхищать ситуации и события, которые еще не наступили.

Чувства – это эмоции, которые возникают на базе социальных и идеальных потребностей вследствие обобщения эмоций и связаны с субъективным представлением о предмете или явлении. Чувства выражают устойчивые эмоциональные отношения, сложившиеся у субъекта в процессе его деятельности.

Общие ощущения – это состояния, возникающие регулярно с определенными интервалами в связи с возбуждением определенных рецепторов

(температурных, болевых и т.д.). Общие ощущения отличает от других эмоциональных явлений меньшая степень субъективности переживаний.

Настроение – это течение или поток гедонически ориентированных идей, мыслей и образов, извлекаемых из памяти. Настроение менее специфично, чем собственно эмоция. Функция настроения состоит в информировании человека о его общем состоянии и потребностях. Настроение стимулирует к деятельности, являясь важным регулятором поведения человека. Настроение может быть осознанным и неосознанным. Достигая определенного порога, оно может трансформироваться в собственно эмоцию, однако эти виды эмоциональных явлений могут сосуществовать, влияя друг на друга.

Эмоции присутствуют в составе любой деятельности человека. Они могут осуществлять как целостную оценочную функцию, сигнализируя о степени удовлетворения потребности, так и поэтапную оценку и коррекцию деятельности.

Дискретная и многомерная модель организации эмоций

Дискретная модель организации эмоций исходит из позиций, которые рассматривают эмоциональную сферу человека как состоящую из определенного числа первичных, или фундаментальных, эмоций. Комбинация первичных эмоций создает эмоции второго порядка. Критическим вопросом для этой модели является выделение первичных эмоций человека. Ответ на данный вопрос зависит от метода исследования. На основании изучения лицевой экспрессии разные авторы выделяют от 5 до 10 первичных эмоций. Наиболее популярна классификация К. Изарда. Он выделил 10 первичных эмоций: гнев, презрение, отвращение, дистресс, страх, вину, интерес, радость, стыд, удивление (схема 3).



Схема 3. Дискретная модель организации эмоций.

Многомерная модель организации эмоций исходит из существования эмоционального пространства. Она рассматривает в качестве значимого для определения количества первичных эмоций вопрос о том, сколько

существует базовых измерений, определяющих мерность эмоционального пространства. С помощью метода многомерного шкалирования было определено минимально допустимое число шкал, на которые ориентируется человек при вынесении суждения о различии эмоций. В многомерном пространстве лицевой экспрессии каждая эмоция представлена точкой со своими координатами. Было выделено два основных фактора внешних выражений эмоций по экспрессии лица. Первый фактор интерпретируется как содержание эмоции. На рис. 4 он представлен в виде шкалы «удовольствие–неудовольствие» (горизонталь). Содержание эмоции может включать несколько характеристик эмоций: по шкалам «удовольствие–неудовольствие», «расслабление–напряжение», «внимание–отторжение». Второй фактор выражает стиль проявления эмоций, т.е. их выраженность. На рисунке он представлен в виде шкалы уровня активации (вертикаль).



Рис. 4 – Многомерная модель организации эмоций.

При субъективной оценке сходства эмоций, представленных в вербальных категориях, можно построить семантическое эмоциональное пространство.

При сравнении эмоционального пространства лицевой экспрессии и семантического эмоционального пространства находят много общего, что объясняется наличием тесных связей между эмоциональными переживаниями и их категоризацией. Вследствие этого одни и те же категории используются как для оценки собственного состояния, так и при суждении об эмоциональном состоянии другого человека. С позиции многомерной модели эмоций семантическое пространство терминов, обозначающих эмоции, соответствует структуре системы, определяющей реальные эмоциональные состояния.

Функции эмоций. Функциональная схема организации эмоций

Отражательно-оценочная функция эмоций выражается в обобщенной оценке событий и явлений. П.В. Симонов приводит правило возникновения эмоций в виде структурной формулы (схема 4). Из формулы следует, что низкая вероятность удовлетворения потребности ведет к возникновению отрицательных эмоций. Возрастание вероятности достижения цели по сравнению с прогнозом порождает положительные эмоции.

Регулирующая функция эмоций состоит в том, чтобы побудить человека изменить свое поведение. В ходе деятельности у человека возникают потребности разного уровня. Их взаимодействие выражается в конкуренции мотивов. Оценка мотивов через эмоциональное переживание побуждает к выбору поведения, переключению от одних действий к другим. Наиболее ярко эта функция эмоций проявляется в экстремальных ситуациях, когда возникает борьба мотивов. Способность управлять своими эмоциями предстает в качестве физиологического механизма воли.

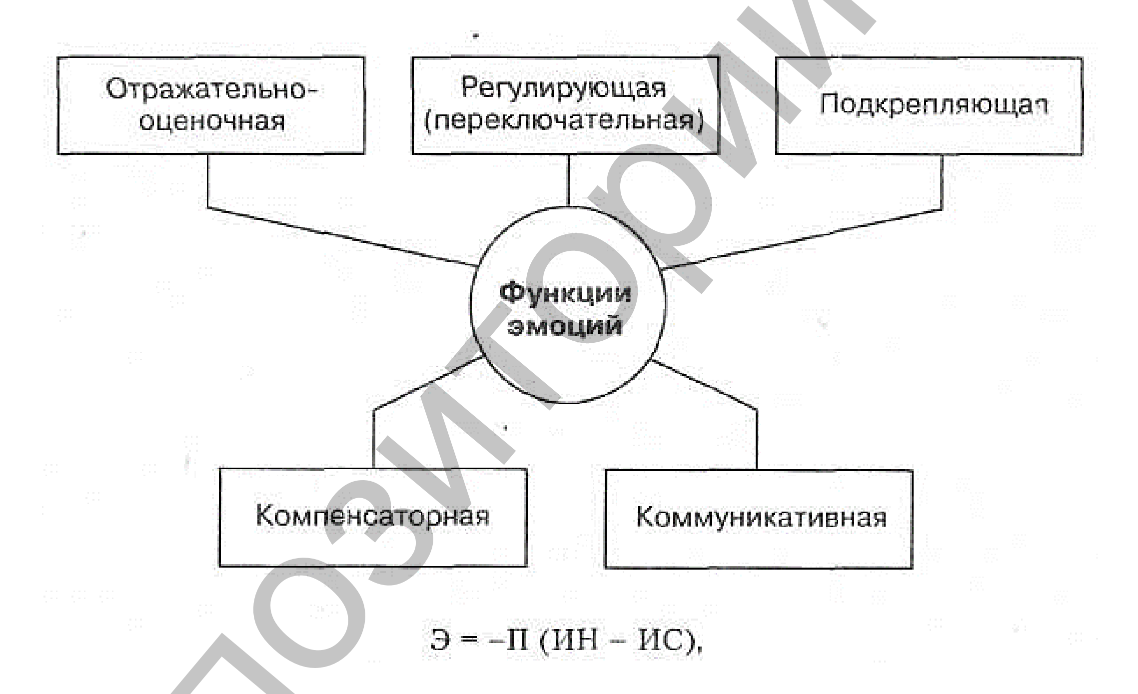


Схема 4. Функции эмоций.
Э – эмоция, ее степень, качество и знак; П – сила и качество актуальной потребности; ИН – информация о средствах, необходимых для удовлетворения потребности; ИС – информация о существующих средствах, которыми реально обладает субъект в данный момент; ИН – ИС – оценка вероятности удовлетворения потребности на основе врожденного или приобретенного опыта.

Подкрепляющая функция эмоций состоит в способности эмоции выступать в качестве безусловного подкрепления поведенческой реакции. Любой рефлекс формируется легче и быстрее, если он сопровождается эмоциональным переживанием. Интеграция мотивационного возбуждения с возбуждением от фактора, способного удовлетворить потребность, генерирует

положительную эмоцию и обеспечивает выработку условного рефлекса. Подкрепляющим фактором может выступать и эмоциональное состояние другой особи, что является биологической основой способности человека к сопереживанию.

Компенсаторная функция эмоций состоит в их замещающей роли. При эмоциональном напряжении имеется избыточная мобилизация ресурсов организма, превышающая реальные нужды, что в ситуации неопределенности обеспечивает организм необходимой энергией. В ситуации с низкой вероятностью успеха даже небольшой успех порождает положительную эмоцию, что компенсирует недостаток неудовлетворенных потребностей. Эмоциональное напряжение вызывает переход к иным формам поведения, оценкам стимулов и реакций.

Коммуникативная функция эмоций состоит в передаче своих переживаний другим людям посредством мимики, жестов, изменения интонаций. Мимика человеческого лица тонко отражает различные оттенки эмоционального состояния и является существенным инструментом невербального общения людей. По активности мышц улыбки может прогнозировать появление положительных эмоций, а по активности мышц носогубного комплекса – отрицательных эмоций.

Исследования структур мозга, связанных с механизмами организации эмоций, показали, что эмоции нельзя строго приурочить к определенным мозговым структурам – они базируются на врожденных и приобретенных формах поведения. В связи с этим необходимо разделять системы, связанные с изменением эмоционального состояния, и системы, осуществляющие запуск эмоциональных реакций. Под эмоциональным состоянием понимают субъективное переживание, отражающее отношение индивидуума к окружающему миру и самому себе. Эмоциональная реакция – это возникающее параллельно эмоциональному состоянию изменение в висцеральной и соматической сферах (схема 5).

Раздельный анализ эмоционального состояния и реакций приводит к заключению о том, что эмоции как формы психического состояния необязательно должны быть сопряжены с действием. Длительность проявления эмоционального состояния – одно из характерных свойств эмоций. Человек может внутренне переживать сильные эмоции, но при этом внешне казаться достаточно спокойным, сознательно (с помощью воли) подавляя проявление двигательных компонентов эмоционального состояния.

При этом вегетативные компоненты не подавляются, так как мало подвержены произвольной регуляции. Эмоции включены во все звенья условно-рефлекторного процесса и могут выступать в качестве условного сигнала, компонентов центрального механизма замыкания временной связи, подкрепления и ассоциативного процесса.

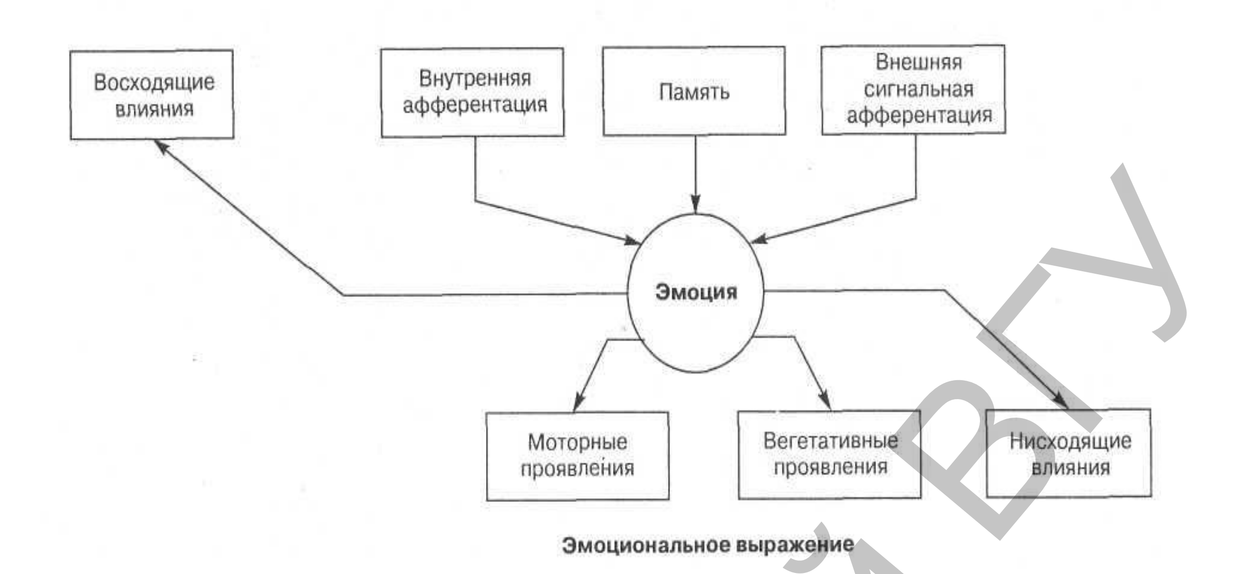


Схема 5. Функциональная схема организации эмоций.

Системы мозга, определяющиепоявление эмоций

Новорожденным детям свойственна диффузность эмоциональных реакций, что отражает общие психофизиологические закономерности данного возрастного периода. Первые эмоциональные реакции и проявления у новорожденных связаны с биологическими потребностями в пище, тепле, сне, комфорте. Неудовлетворение этих потребностей вызывает отрицательные эмоциональные реакции. Положительные эмоциональные реакции появляются на втором месяце жизни. Их развитию способствует устранение причин отрицательного эмоционального возбуждения. Наряду с биологическими у младенца имеются и потребности в исследовательском поведении, обусловливающие общее активное состояние организма. Однако в первые месяцы жизни трудно обнаружить эмоциональное проявление в ответ на внешнее воздействие и можно только говорить о комплексе чувственных эмоциональных состояний.

В возрасте до 2 лет эмоциональные состояния формируются у детей в процессе их сенсомоторного развития и становления ориентировочно-поисковых реакций. Важнейшим стимулом для развития эмоциональных реакций служит общение ребенка со взрослым.

При речевом общении со взрослыми у ребенка, на основе имитации, в голосовых реакциях появляются звуки, позволяющие дифференцировать его эмоциональное состояние. На эмоциональную окраску речевого сообщения дети начинают реагировать раньше, чем способны понять его смысл (схема 6).

Период от 2 до 7 лет – период эффективности. В этом возрасте эмоции имеют бурный, но нестойкий характер, что проявляется в ярких, но кратковременных вспышках, в быстром переходе от одного эмоционального

состояния к другому. В этом возрасте детям свойственна исключительная эмоциональная заражаемость. В дошкольном детстве эмоции включаются в структуру эмоциональных познавательных процессов и начинают регулировать динамику поведения ребенка. Эмоциональное поведение с его индивидуальными чертами формируется в ходе жизненного опыта, под влиянием воспитания и обучения.



Схема 6. Развитие эмоций.

В дошкольный и младший школьный периоды жизни ребенка происходит своего рода переход от рефлекторной эмоциональности к интеллектуализации эмоций. По мере созревания функций коры мозга ребенок обучается регулировать собственное поведение, усиливая одни эмоциональные проявления и тормозя другие в соответствии с требованиями окружающей его социальной среды. Эффект эмоционального научения оказывается менее стойким по сравнению с приобретенными моторными и сенсорными навыками.

В старший школьный период возрастная трансформация эмоций усматривается в том, что одни значимые чувства сменяются другими. Появляются новые эмоциональные состояния; объекты и действия, ранее вызывавшие горячий интерес, становятся безразличными, утрачивают новизну, зато появляются новые объекты и действия, которые приковывают внимание.

По теории, предложенной Дж. Греем, выделяют три модулирующие системы мозга, определяющие возникновение трех основных групп эмоций: тревожности, ужаса–гнева, радости–счастья.

Система мозга, связанная с появлением чувства тревоги, была названа *системой поведенческого торможения.* Эта система отвечает на сигналы наказания, отмены положительного подкрепления, стимулы, содержащие новизну. Главные структуры этой системы – септум, энторинальная кора, зубчатая извилина и гиппокамп (септогиппокампальная система). При общем поведенческом торможении отмечаются повышение уровня кортизола, высвобождение эндорфинов, адренокортикотропного гормона (табл. 4).

Вторая система относится к организации поведения борьбы и бегства. Она связана с эмоциями ярости, гнева и ужаса. Ее структуры реагируют на безусловные отвергаемые стимулы. В состав данной системы входят три основные структуры: миндалина, медиальный гипоталамус и центральное серое вещество (табл. 6). Эмоция гнева сопровождается увеличением уровня норадреналина и тестостерона. При эмоции страха выброс адреналина преобладает, увеличивается уровень кортизола в крови.

Таблица 6 – Системы мозга, определяющие появление эмоций

Системы, определяющие тип поведения	Эмоции	Структуры	Биологически важные вещества
Система поведенческого торможения	Тревожность – депрессия	Септум, энторинальная кора, зубчатая извилина, гиппокамп	Кортизол, адренотропный гормон, эндорфины
Система борьбы и бегства	Ярость, гнев, страх	Миндалина, медиальный гипоталамус, центральное серое вещество	Адреналин, норадреналин, тестостерон
Система приближающегося поведения	Безмятежность, приподнятое настроение, уверенность, счастье, радость	Базальные ганглии, черная субстанция, дофаминергические волокна, ядра таламуса; моторная, сенсорная, префронтальная области коры	Дофамин, серотонин, опиаты, тестостерон

Третья система мозга обеспечивает приближающееся поведение. Адекватными для ее элементов стимулами являются условные сигналы награды (пищи, воды и др.). Главные структуры мозга, обеспечивающие ее функционирование, – базальные ганглии, дофаминергические волокна из черной субстанции, ядра таламуса, моторная, сенсорная и префронтальные области коры. Эмоции, возникающие при активации этой системы, связаны с приятным предвидением, надеждой, переживанием подъема, счастья. Таким образом, согласно теории Дж. Грея, положительные эмоции имеют дофаминергическую природу. Однако положительное эмоциональное

состояние человека во многом определяется уровнем серотонина. С ростом его концентрации в мозге настроение человека поднимается.

Индивидуальные особенности эмоциональной сферы человека зависят от баланса трех систем мозга. Повышенная индивидуальная активность септогиппокампальной системы предопределяет склонность человека к тревожности. Доминирование функций системы борьбы и бегства отражает склонность человека к агрессии или активному защитному поведению. От вклада, который вносит система приближающего поведения, зависит степень выраженности положительных эмоций.

Таким образом, можно выделить определенные модулирующие системы мозга и отдельные комплексы медиаторов, гормонов и пептидов, которые связаны с соответствующими эмоциональными состояниями и их классификацией.

5. Физиологические основы внимания и воли

Общее представление о внимании. Внимание – это направленность и сосредоточенность психической деятельности на определенном объекте или объектах, в том числе на объектах внешнего мира (внешне направленное внимание), на психической деятельности, переживаниях, мыслях (внутри направленное внимание), которое обеспечивает более эффективное восприятие приоритетной информации. Внимание можно рассматривать как наиболее активное состояние бодрствования. Внимание не имеет собственного продукта или своего особого содержания, так как оно отражает процесс познавательной деятельности.

Различают три вида внимания:

1) непроизвольное внимание (оно тождественно ориентировочному рефлексу), которое не требует усилий воли;

2) произвольное (избирательное, селективное) внимание, представляющее собой условнорефлекторный процесс, требующий усилий воли;

3) вторично непроизвольное внимание, объектом которого являются предметы внешнего мира, имеющие отношение к профессиональной деятельности. Считается, что все виды внимания имеют разные функции, поразному формируются в онтогенезе, и в их основе лежат различные физиологические механизмы.

В литературе рядом авторов, полагающих, что внимание является самостоятельным психическим процессом, предлагается выделять такие его виды, или формы, как сенсорное (зрительное, слуховое, тактильное и т.п.), моторное, интеллектуальное и эмоциональное. Клиника очаговых поражений показывает, что эти виды внимания могут страдать независимо друг от друга и в их обеспечении, по-видимому, принимают участие разные отделы мозга.

Внимание характеризуется объемом, концентрацией, устойчивостью, переключением и распределением.

1) Объем внимания отражает число объектов одновременного наблюдения. Считается, что оптимальным для человека является 5±2 объекта. При меньшем числе объектов наблюдений может развиваться явление монотонии, скуки, приводящее к снижению устойчивости внимания, а при большем числе объектов быстро снижается способность к психической деятельности, т.е. развивается умственное утомление.

2) Концентрация внимания (помехоустойчивость) отражает интенсивность психической деятельности, затраты «нервной» энергии, степень возможного распределения внимания на другие его объекты.

3) Устойчивость внимания отражает способность человека к сохранению высокой концентрации внимания в течение определенного времени; известно, что внимание периодически флюктуирует, т.е. спонтанно снижается, а затем также спонтанно может восстановиться до исходного уровня. Даже у взрослых людей спонтанное снижение концентрации внимания наступает каждые 15 минут.

4) Переключение внимания указывает на способность быстрого перехода от одного объекта внимания к другому.

5). Распределение внимания отражает способность человека направлять внимание одновременно на несколько объектов.

В 50-60-ые годы XX века существовали сравнительно простые представления о процессах, обеспечивающих селективную, избирательную направленность психических процессов, т.е. внимание. Так, одно из первых представлений было сформулировано Д.Е. Бродбентом (1958) в его теории фильтра. Автор полагал, что нервная система работает как коммуникационный канал, на входе которого осуществляется фильтрация сенсорной информации (селекция), т.е. выбирается только необходимая (желаемая) в данный момент времени информация. Характер селекции определяется свойствами самих событий, состоянием организма, а также физическими признаками сенсорного стимула. Невостребованная информация, согласно автору, поступает в блок кратковременного хранения, находящийся перед фильтром. При изменении ситуации она может быть использована после предварительной фильтрации.

Другая модель (А. Трейсман, 1964) предполагает, что весь поток информации поступает через множество параллельных каналов на фильтр, который селективно усиливает сигналы одного какого-либо канала и ослабляет сигналы всех других каналов. Все сигналы проходят через логический анализатор (словарь), представленный нейронами, активность каждого из которых связана с определенным словом, составляющим словарь индивида, и приводит к осознанию субъектом слов. Эти нейроны активируются неослабленными сигналами, а некоторые из них с достаточно низким порогом чувствительности могут быть активированы и ослабленными сигналами.

По третьей модели (Дж. Дойч и Д. Дойч, 1963), все сенсорные сигналы доходят до логического анализатора, где каждый из них анализируется на

предмет специфичности. Чем важнее сигнал для организма, тем выше активность нейронов логического анализатора, на который он поступил, вне зависимости от его исходной силы. Важность сигнала оценивается на основе прошлого опыта. Работа логического анализатора не контролируется сознанием. Осознается только информация, выходящая из него.

Во всех этих моделях предполагалось, что «фильтрация» сенсорной информации происходит на этапах переключения путей, т.е. в релейных ядрах. Однако в последующем было доказано, что сенсорные сигналы при отсутствии внимания все же достигают высших корковых центров. Следовательно, выбор наиболее важной информации, т.е. формирование внимания, происходит именно в коре на основе имеющихся здесь механизмов внимания. Одной из признанных концепций, объясняющих этот процесс «селективной фильтрации», является «нервная модель стимула», предложенная Е.Н. Соколовым еще в 1979 г., которая за последние годы была дополнена рядом важных положений, в том числе сформулированных Р. Наатаненом и соавт. (1987).

Концепция Е.Н. Соколова. Эта концепция базируется на представлении о том, что основу непроизвольного внимания составляет безусловный ориентировочный рефлекс (ориентировочная реакция, рефлекс «Что такое?» по И.П. Павлову, рефлекс прицеливания по Ю. Конорскому). Этот рефлекс открыл и подробно изучил И.П. Павлов. Он описал его как комплекс двигательных реакций, который возникал на неожиданное появление нового стимула с целью его наилучшего восприятия. При этом собака поворачивала голову, глаза, настораживала уши в направлении нового раздражителя, а ее текущая условнорефлекторная деятельность тормозилась. В этом отношении следует отметить данные П.К. Анохина, согласно которым ориентировочный рефлекс помимо торможения условнорефлекторной деятельности в определенных случаях может усиливать текущую деятельность, например, в ситуации оборонительной доминанты, или трансформироваться в поведенческую реакцию, например, ориентировочно-исследовательскую.

Ориентировочный рефлекс было подробно исследован Е.Н. Соколовым и его коллегами. Было установлено, что у животных и человека при его реализации в условиях многократного повторения индифферентных стимулов наблюдается многокомпонентная реакция активации. В частности, на ЭЭГ имеет место блокада альфа-ритма, усиление бета- и гамма-колебаний, что коррелирует с увеличением возбудимости, реактивности и лабильности нейронов коры. Вегетативные компоненты рефлекса – это расширение зрачков, увеличение кожной проводимости, снижение ЧСС, изменение дыхания, увеличение дыхательной аритмии в частотном спектре ритмограммы сердца, расширение сосудов головы и сужение сосудов рук. В моторной сфере ориентировочный рефлекс представлен поворотом головы, движением глаз, настораживанием ушей в направлении нового стимула и увеличением мышечного тонуса, обеспечивающего повышенную готовность к моторным реакциям. Под влиянием данного рефлекса сенсорная чувствительность

анализаторов увеличивается, что получило название сенсорного компонента ориентировочного рефлекса. В целом, все это указывает на то, что ориентировочный рефлекс обеспечивает лучшее восприятие вызвавшего его стимула и готовность быстро реагировать, если того требует ситуация.

Е.Н. Соколов выявил две формы проявления ориентировочного рефлекса – генерализованную и локальную.

Первоначально новый стимул вызывает генерализованный рефлекс (это обусловлено активацией ретикулярной формации), который характеризуется диффузной ЭЭГ – активацией всей коры. Однако после 10–15 применений стимула генерализованный рефлекс угасает и на этом фоне наблюдается локальный ориентировочный рефлекс. Он более устойчив к угашению и требует 30 и более применений стимула. Его наличие связывают с активацией неспецифического таламуса. При локальном рефлексе реакция ЭЭГ – активации сохраняется в сенсорной коре, соответствующей модальности повторяемого раздражителя. При длительном повторении стимула возникает полное угашение ориентировочного рефлекса (это трактуется как одна из форм обучения – негативного обучения).

Для объяснения угашения Е.Н. Соколов предположил, что в процессе повторения индифферентного стимула без специального подкрепления в мозге формируется его нейрональная, или нервная, модель, или определенная конфигурация следа. Это многомерная модель, фиксирующая все параметры сенсорного стимула, все его признаки – от простого до сложного, в том числе, его интенсивность, а также биологическую значимость. Мозг замечает малейшее отклонение от параметров повторяющегося стимула благодаря сравнению с его моделью, хранящейся в памяти (изменение интенсивности, длительности, цвета, формы, частоты и т. д.). Ориентировочный рефлекс возникает в тех случаях, когда обнаруживается рассогласование между действующим стимулом и сформированным следом, т.е. «нервной моделью». Если действующий стимул и нервный след, оставленный предшествующим раздражителем, идентичны, то ориентировочный рефлекс не возникает. Если же они не совпадают, то рефлекс возникает и оказывается до известной степени тем сильнее, чем больше различаются предшествующий и новый раздражители.

Таким образом, новизна стимула и является инициатором ориентировочного рефлекса, в результате которого происходит активация структур, причастных к формированию селективного отбора сенсорной информации.

Следует, однако, подчеркнуть, что для появления ориентировочного рефлекса важно не только различие в физической силе сенсорного сигнала, но и биологическая значимость этого различия – нередко более выраженную реакцию рассогласования могут вызвать ничтожные изменения ситуации, если они прямо адресованы к основным потребностям человека. Иначе говоря, высоко значимый стимул может вызвать мощную ориентировочную реакцию, имея небольшую физическую интенсивность. Таким образом,

ориентировочный рефлекс возникает не на любой новый стимул, а только на такой, который предварительно оценивается как биологически значимый. В противном случае ориентировочные рефлексы возникали бы непрерывно, так как новые раздражители действуют на нас постоянно.

Схема взаимодействия основных функциональных блоков с нервной моделью, по Е.Н. Соколову, объясняющая формирование ориентировочного рефлекса, включает воспринимающее устройство, исполнительное устройство, блок с моделью стимула, компаратор, а также блок активирующей системы, определяющий уровень активности исполнительного устройства ориентировочного рефлекса. По мере формирования модели она усиливает свое тормозное влияние на неспецифическую систему мозга. Торможение носит избирательный характер, оно ухудшает восприятие только повторяющегося стимула. В случае несовпадения стимула с моделью в компараторе возникает сигнал рассогласования, который активирует исполнительное устройство ориентировочного рефлекса.

Главными элементами, осуществляющими сравнение стимула с моделью, согласно Е.Н. Соколову, являются гиппокампальные нейроны новизны (В-нейроны), реагирующие на стимул возбуждением, и нейроны тождества (или Т-нейроны), отвечающие на стимул торможением. Именно на этих нейронах происходит формирование нервной модели стимула (за счет конвергенции импульсации от корковых нейронов-детекторов). Многократное повторение одного и того же сенсорного стимула подавляет возбудительный ответ нейронов новизны (за счет изменения состояния возбуждающих синапсов, обладающих выраженной пластичностью) – их фоновая активность постепенно тормозится. Напротив, фоновая активность нейронов тождества, с которыми нейроны-детекторы связаны через пластические тормозные синапсы, при многократном повторении стимула постепенно возрастает (так как при многократном прохождении сигнала снижается эффективность работы тормозных синапсов). В свою очередь сигналы от нейронов новизны и тождества противоположно воздействуют на активирующую и синхронизирующую системы мозга. Новый раздражитель вызывает реакцию активации (т.е. ориентировочный рефлекс), так как возбуждает активирующую и тормозит синхронизирующую (инактивирующую) системы мозга. Привычный стимул перестает возбуждать активирующую неспецифическую систему мозга и при этом через нейроны тождества стимулирует неспецифические тормозные влияния.

Р. Наатанен и соавт. (1987), на основании изучения характера вызванных потенциалов, предложили, что в мозге могут формироваться три варианта нервных моделей стимула. Первый вариант – это «пассивная, или непроизвольная» модель стимула. Она формируется после предъявления любого стимула даже при отвлечении внимания и сохраняется в течение примерно 5 секунд. Если в пределах этого интервала предъявляется какой-либо другой стимул, то происходит рассогласование афферентных влияний от

него с нервной моделью от предшествующего стимула, что (неосознанно) формирует внимание к новому стимулу. Второй вариант – это «активная», или произвольная нервная модель часто предъявляемого стимула (для сравнения с редко предъявляемым стимулом). Время существования этой модели определяется тем, насколько долго испытуемый сохраняет внимание к выполняемой задаче. Данная модель является своего рода стандартом, с которым сравнивается поступающая от сигналов афферентация. Афферентация от редкого сигнала вызывает процесс рассогласования, который и обеспечивает узнавание редкого сигнала. Авторы полагают, что пассивная и активная модели могут существовать одновременно и обеспечиваться активностью нейронов разных областей мозга. Третий тип нервной модели стимула формируется при условии высокой вероятности появления стимула, который нужно обнаружить (его еще называют целевым стимулом). Авторы называют эту модель «следом внимания», поскольку она формируется и поддерживается стимулом, к которому привлечено внимание.

Учитывая эти новые экспериментальные данные, Е.Н. Соколов предложил выделять два типа энграмм, с которыми связано возникновение непроизвольного и произвольного ориентировочного рефлекса. Непроизвольный рефлекс возникает в том случае, когда к нейронам новизны и нейронам тождества подключены единицы кратковременной памяти, а произвольный ориентировочный рефлекс (произвольное внимание) – при связи этих нейронов с единицами долгосрочной памяти, которые обеспечивают произвольное удержание шаблона. В том и другом случае рефлекс возникает при наличии рассогласования между «стандартом» (энграммой) и текущей характеристикой стимула. Такая новая трактовка концепции увеличивает границы применимости ее основных положений и позволяет рассматривать механизмы формирования произвольного внимания как частный случай теории рассогласования.

Тем не менее, мы склонны рассматривать произвольное внимание как условнорефлекторный процесс, благодаря которому происходит дополнительная активация нейронов коры больших полушарий в ответ на условный сигнал, а вторично непроизвольное внимание – как вариант автоматизации этого условного рефлекса. Таким образом, формирование произвольного внимания происходит в соответствии с формированием любого «интеллектуального» условного рефлекса: вначале наблюдается генерализованный ответ, т.е. активация коры больших полушарий происходит в ответ на серию близких по значению сигналов, затем наступает этап специализации, при котором активация коры происходит лишь на определенный сигнал. Для этого вида рефлексов характерны явления внешнего и внутреннего торможения, в том числе дифференцировочного, запаздывающего и угасательного. Особенно наглядно формирование произвольного внимания у студентов первого курса – в первые дни занятий для них большой трудностью является концентрация внимания при выполнении домашних заданий.

Методы изучения внимания. Современные взгляды на природу процессов, лежащих в основе непроизвольного и произвольного внимания, основаны на результатах электрофизиологических наблюдений, проведенных на животных и человеке. В частности, при использовании классического метода электроэнцефалографии было показано, что при предъявлении испытуемому сенсорного стимула наблюдается подавление альфа-ритма, что расценивается как реакция активации. Одновременно при мобилизации интеллектуального внимания имеет место пространственная синхронизация ритмов (наиболее ярко в передних зонах левого полушария), а также рост когерентности в полосе альфа-ритма (преимущественно в передних, в том числе премоторных, зонах коры). Все это указывает на важную роль передних отделов левого полушария в обеспечении произвольного внимания.

Использование метода вызванных, или событийно-связанных потенциалов (ССП), дает чрезвычайно полезную информацию, позволяющую оценить процессы, происходящие при формировании внимания. Например, в опытах С. Хильярда при предъявлении редко встречающихся звуковых (целевых) стимулов на фоне регулярно подаваемых звуковых стимулов показано, что привлечение внимания сопровождается усилением (ростом амплитуды) негативной волны с латентным периодом около 150 мс, обозначаемой как компонент N_1, а также появлением положительного колебания P_3 с латентным периодом около 300 мс, которое отражает «установку на ответ», связанную с выбором варианта ответа. Доказано, что основная часть (длительностью не менее 500 мс) компоненты N_1 отражает неосознанную «установку» на стимул, т.е. формирование ориентировочной реакции (произвольного внимания) и начало обработки сенсорного сигнала. Поэтому эта часть компоненты N, названа «негативность, связанная с обработкой информации». Она, как правило, регистрируется при несовпадении редко предъявляемого целевого стимула со «следом внимания», образуемым в ассоциативной слуховой зоне и лобной области при частом повторении и воспроизведении стандартного стимула. При этом, чем меньше разница между этими стимулами, тем больше латентный период и тем длительнее отрицательное колебание, развивающееся в ответ на целевой, нестандартный стимул. В ряде случаев удается выявить еще одну составную часть компоненты N_1, названную как «негативность рассогласования». Она возникает в слуховой коре с латентным периодом 70–100 мс и отражает автоматический осознанный процесс сравнения физических признаков звукового стимула со следом стандартного стимула, хранящимся в течение 5–10 секунд в сенсорной памяти. Чем больше рассогласование, тем выраженные эта часть компоненты N_1.

Именно с помощью метода вызванных потенциалов удалось показать, что процесс формирования произвольного внимания в слуховой и соматосенсорной системах включается не позже, чем через 20–30 мс после предъявления стимула, а в зрительной сенсорной системе – примерно через 60 мс.

Использование электрофизиологических методов позволило Н.П. Бехтеревой установить, что при выполнении психологических проб, требующих мобилизации произвольного внимания, у человека изменяется электрическая активность нейронов передних отделов таламуса и ряде других структур ближайшей подкорки – стремительно возникают вспышки импульсной активности, по частоте в 2–3 раза превышающие уровень фона. Характерно, что описанные изменения в импульсной активности нейронов сохранялись на протяжении выполнения всего теста, и только по его завершении уровень активности этих нейронов возвращался к исходному. Эти данные доказывают, что различные формы познавательной деятельности человека, сопровождающиеся напряжением произвольного внимания, характеризуются повышением роли активирующих систем мозга.

Система внимания. Е.Д. Хомская (1987) и другие авторы не исключают, что формирование внимания при каждом виде деятельности (анализ сенсорной информации, выполнение сложных двигательных актов и мыслительных процессов) осуществляется с участием дополнительных механизмов, реализацию которых обеспечивают дополнительные структуры мозга, в частности зоны коры, непосредственно связанные с обеспечением соответствующих психических функций. В этот отношении следует привести точку зрения М. Познера, согласно которой в мозге человека существует самостоятельная система внимания, которая анатомически изолирована от систем обработки поступающей информации. В этой системе внимания М. Познер предлагает выделять ряд функциональных подсистем, которые обеспечивают три главные функции: ориентацию на сенсорные события, обнаружение сигнала для сознательной обработки и поддержание бдительности, или бодрствующего состояния. В обеспечении первой функции существенную роль играют задняя теменная область и некоторые ядра таламуса, второй – латеральные и медиальные отделы фронтальной коры, а поддержание бдительности обеспечивается за счет деятельности правого полушария.

Расстройство внимания встречается достаточно часто, в том числе рассеянность (т.е. неспособность к длительному сосредоточенному вниманию и частая отвлекаемость), чрезмерная подвижность внимания, инертность внимания, патологическая фиксация внимания на ограниченном круге представлений и мыслей. Все эти виды расстройств наблюдаются при повреждении лобных долей и гиппокампа, а также при невротических состояниях. Клиника очаговых поражений показывает, что отдельные виды внимания (сенсорное, двигательное, эмоциональное и интеллектуальное) могут нарушаться независимо друг от друга, что косвенно свидетельствует о наличии специальных корковых структур, обеспечивающих формирование соответствующих видов внимания.

Ориентировочно-исследовательская деятельность. Часто вслед за возникновением ориентировочного рефлекса, т.е. после настройки анализаторов на лучшее восприятие нового стимула возникают исследовательские

реакции как компоненты ориентировочно-исследовательского поведения, которые направлены на более детальное ознакомление с сенсорным сигналом, вызвавшим ориентировочный рефлекс. Такая деятельность побуждается самостоятельной потребностью в получении новой информации, необходимой, согласно П.В. Симонову, для саморазвития индивида. Получение новой информации можно рассматривать как подкрепление условно-рефлекторной деятельности, которое вызывает усиление секреции эндогенных опиатов, в связи с чем возникают положительные эмоции и возбуждаются нейроны центров удовольствия.

Воля и возможные ее физиологические механизмы. Когда человек принимает решение и собирается его реализовать, т.е. добиться желаемого успеха, то ему нужно для этого совершить действие. Однако часто совершение такого действия сопряжено с различного рода препятствиями. Порой они бывают настолько сильны, что преодолеть их невозможно. Иногда эти препятствия ничтожны, пустяковые. Но во всех этих случаях нужен специальный механизм, позволяющий осознать препятствия и преодолеть их. Такой механизм существует в мозге, а его внешним проявлением является особый психический процесс, получивший название «воля». Существуют различные варианты определения этого важнейшего компонента человеческой психики:

1) воля – это регулирующая сторона сознания, благодаря которой человек способен совершать преднамеренные действия, преодолевая при этом различные трудности, препятствия;

2) воля – это пусковой и тормозный процесс, направленный на достижение цели;

3) воля – это осознанный контроль поведения;

4) воля – это процесс, благодаря которому происходит стабилизация поведения, направленного на удовлетворение доминирующей потребности;

5) воля – это процесс осознания необходимости достижения цели, несмотря на препятствия. Навязывание своей воли другому человеку называется внушением.

По мнению И.П. Павлова, физиологической основой воли является «рефлекс свободы», или «рефлекс сопротивления». Этот врожденный рефлекс представляет собой реализацию потребности преодоления препятствий, в том числе преодоления других мотиваций. Современная физиология полагает, что лобная кора совместно с гипоталамусом является тем субстратом, который осуществляет контроль поведения, т.е. волю. Именно взаимодействие этих двух структур приводит к стабилизации поведения, направленного на удовлетворение доминирующей потребности. При повреждении этих структур наблюдается безволие.

Среди таких понятий ВНД как потребность, мотивация, действие, цель, положительные и отрицательные эмоции, подкрепление понятие «воля» занимает важное место так как за счет воли потребность порождает мотивацию; одновременно за счет воли реализуется действие, направленное

на удовлетворение потребности. Возникающие при достижении цели положительные эмоции служат своеобразной наградой, или подкреплением, для волевого механизма. Отрицательные эмоции, возникающие при отсутствии видимого достижения цели, также служат стимулом для реализации волевого усилия, так как они повышают психическую, вегетативную и соматическую активность.

Воля представляет собой условнорефлекторный процесс, сформированный на базе безусловного рефлекса свободы. Очевидно, что существует множество образовавшихся в онтогенезе условных рефлексов, составляющих сущность контроля поведения. Например, человек может обладать огромной волей в достижении трудовых успехов и быть почти безвольным в обыденной жизни. Подкрепление в виде положительных эмоций, вероятно, играет исключительно важную роль в формировании рефлекса воли. С этой точки зрения, как и любые другие условные рефлексы, рефлексы контроля поведения проходят стадию генерализации, стадию специализации и стадию автоматизации; тем самым формируются волевые умения и навыки. Внешнее и внутреннее торможение играет важную роль в реализации рефлексов контроля поведения.

Волевой процесс отражается следующими положительными и отрицательными (при отсутствии воли) качествами личности:

1) целеустремленность или слабоволие (безволие);

2) настойчивость и упорство или упрямство и негативизм;

3) решительность и смелость или нерешительность, трусость;

4) инициативность и самостоятельность или безынициативность, зависимость;

5) выдержка и самообладание или невыдержанность, «вспыльчивость»;

6) дисциплинированность или «разболтанность».

При явной патологии наблюдается абулия, или апраксия, т.е. отсутствие побуждений к действию.

6. Механизмы памяти

Биологическое значение и классификация памяти

Память – процесс накопления, хранения и воспроизведения прошлого опыта. Память позволяет возобновить в сознании образы прошлого и воспроизвести прежде воспринятые явления, которые в данный момент не действуют на человека.

В отличие от представлений, которые воспроизводят лишь одиночные впечатления от пережитых восприятий и ощущений, память способна сохранять и воспроизводить несколько сложных событий. Без памяти невозможно обучение, сохранение опыта и закрепление вновь освоенных форм поведения.

Без способности к научению и памяти ни отдельная особь, ни вид в целом не могли бы выжить, поскольку оказались бы невозможными как

планирование успешных действий, так и преднамеренное избегание ошибок. В то же время большинство накопленных сведений со временем забывается. Без таких механизмов *отбора* и *забывания* информации мы были бы затоплены ее непрерывным потоком: результаты этого были бы такими же катастрофическими, как и отсутствие способности к научению и памяти.

Различают следующие виды памяти:

- по формам восприятия информации (логически-смысловая и чувственно-образная; последняя подразделяется на модально-специфические виды – зрительную, слуховую, моторную);
- по уровням усвоения (воспроизводящая и облегчающая);
- по происхождению в фило- и онтогенезе (филогенетическая – инстинкты и онтогенетическая);
- по длительности хранения информации:
  - *мгновенная память* – отпечаток, энграмма внешних воздействий, отражающая явления последействия в анализаторах в виде ощущений;
  - *кратковременная память,* основой которой являются электрофизиологические процессы;
  - *долговременная память* – хранение информации в виде структурных и биохимических изменений в нейронах головного мозга.

Характеристика видов памяти

Биологическая память – это способность живых существ воспринимать воздействия извне, закреплять, а в последующем воспроизводить, вызывая этим изменения функционального состояния организма. Память заключается в таких изменениях нервной системы, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на характер протекания рефлекторных реакций.

Характеристика видов памяти

Биологическая память – это способность живых существ воспринимать воздействия извне, закреплять, а в последующем воспроизводить, вызывая этим изменения функционального состояния организма. Память заключается в таких изменениях нервной системы, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на характер протекания рефлекторных реакций.

Биологическая память делится на:

- генетическую, носителем которой является нуклеиновая кислота,
- ммунологическую, носителем которой являются антитела,
- нейрологическую.

Последняя подразделяется на сенсорную, краткосрочную, промежуточную и долгосрочную. *Сенсорная память* заключается в том, что после прекращения воздействия в клетках нервной системы сохраняются следы в течение 500 мс, а стирание следа происходит за 150 мс. Это зрительный образ при мигании, при чтении, при восприятии речи. На этом виде памяти основано слитное восприятие изображений в кино и на телевидении. Предполагают, что

сенсорная память не зависит от воли человека и не может быть подвергнута сознательному контролю. Длительность хранения информации в сенсорной памяти спорна, так как существует группа людей-эйдетиков, у которых период сохранения зрительного образа достигает десятков минут.

Следующий за сенсорной памятью период, связанный с хранением информации, именуется *краткосрочной памятью*. Объем ее установлен с помощью тестов Эббингауза – 7±2. Это означает, что при однократном чтении бессмысленных слов испытуемый повторяет их в этом объеме. Кратковременную память еще называют первичной, так как она заключается в мысленном повторении материала с целью запоминания и его использования. В 1959 году Ллойд Петерсон и Маргарет Итоне-Петерсон доказали, что наша способность хранить информацию в банке временной памяти очень ограничена и мы можем забывать.

Промежуточная память – переходный период от кратко- к долгосрочной памяти. Она длится минуты и часы, и в ее основе лежит уже изменение структурных и ферментных белков клетки.

Долгосрочную память делят на вторичную и третичную. Вторичная представляет собой взаимоотношения между отдельными элементами и явлениями, которые могут храниться от нескольких минут до нескольких лет. Забывается информация при длительном неиспользовании. В третичную входят навыки, постоянно сопровождающие жизнь человека (способность к чтению и письму, профессиональные навыки), которые практически не забываются.

Кроме того, в 1975 г. И.С. Бериташвили разделил долгосрочную память на образную, эмоциональную, условно-рефлекторную и семантическую. *Образная память* сохраняет однажды воспринятый жизненно важный объект. *Эмоциональная память* воспроизводит ранее пережитое эмоциональное состояние при повторном воздействии раздражителей. Она обладает следующими особенностями: надмодальна (воспроизводится при любых воздействиях); формируется очень быстро, обычно с первого раза в отличие от условно-рефлекторной; характеризуется непроизвольностью запоминания и воспроизведения информации (обеспечивает пополнение подсознательной сферы человеческой психики). *Условно-рефлекторная память* проявляется в воспроизведении двигательных и секреторных реакций спустя длительное время после образования. *Словесно-логическая*, или *семантическая память* образуется на словесные раздражители, обозначающие как внешние сигналы, так и внутренние переживания и свои собственные действия. В основе любого вида долговременной памяти лежат сортировка и выделение новой информации, а также долговременное хранение значимой для организма информации.

В основе кратко- и долговременной памяти лежат различные механизмы. Для кратковременной – это циркуляция импульсных потоков по замкнутым кругам нейронный цепей. В основе долговременной памяти лежат сложные процессы, связанные с активностью синтеза белковых молекул в клетках коры головного мозга. След памяти закрепляется на молекулах РНК и ДНК.

Физиологические и биохимические основы памяти

Изучение физиологических механизмов памяти тесно связано с развитием условно-рефлекторной теории, так как в конечном итоге формирование временных связей и есть процесс «запоминания» соотношений между безусловными и условными раздражителями.

В настоящее время все существующие гипотезы о биологических механизмах памяти можно разделить на две группы. Сторонники одной теории считают, что в основе памяти лежит функциональная деятельность нейронных цепей – *нейронная теория памяти*. Сторонники второй полагают, что в основе памяти лежат происходящие в нейронах молекулярные превращения белковых и нуклеиновых молекул – *биохимическая теория памяти*.

В основу *нейронной теории* положена гипотеза, высказанная еще в 1933–1934 гг., согласно которой считалось, что процессы запоминания и хранения информации связаны с циркуляцией нервных импульсов по нейронным цепям. Кодирование информации в таких нейронных цепях могло бы осуществляться изменением частоты нервных импульсов, их амплитуды и пространственного расположения.

Современные исследования показали, что подобный «реверберационный» механизм памяти может лежать лишь в основе краткосрочной памяти (П.К. Анохин). Для такого заключения имеются следующие основания:

1. Воздействия, прерывающие такую циркуляцию нервных импульсов, не действуют на долговременную память (например, наркоз или потеря сознания в результате травмы).

2. Математические расчеты показывают, что возможное число «реверберáторных» нейронных групп мозга недостаточно для хранения всей информации, содержащейся в мозге.

Долговременную память могли бы обеспечивать изменения, происходящие в синаптических контактах между нейронами и облегчающие проведение нервных импульсов по только определенным нервным путям. Важное значение в длительном хранении информации имеет также рост синаптических связей и самих синапсов. В настоящее время существуют данные, свидетельствующие о том, что в синаптических контактах корковых нейронов при изменении их функционального состояния возникают синаптические выросты – шипики. Число и форма нейронных шипиков значительно изменяется в процессе обучения, т.е. связаны с накоплением информации. Есть все основания полагать, что высокое интеллектуальное развитие человека, непременным условием которого является наличие хорошей памяти, всегда характеризуется богатством синаптических связей его мозга.

Биохимические теории памяти. Изменения в нейронных цепях мозга имеют значение в кратковременной и долговременной фиксации информации. В настоящее время в биологических механизмах памяти немалое место отводят молекулярным изменениям белков и нуклеиновых кислот в нейронах.

Показано, что нервные импульсы изменяют метаболизм нейронов, вызывая структурные изменения нуклеиновых кислот, и прежде всего РНК.

Однако молекулы РНК существуют лишь десятки минут, поэтому в последние годы все больше исследователей считают местом длительного хранения информации молекулы ДНК, являющейся наиболее долговечным и стабильным компонентом любой клетки. Доказательством такой возможности является существование *видовой памяти* – информации о строении организма и программах его развития, связанной именно с молекулами ДНК. Вполне вероятно, что ДНК является и субстратом индивидуальной памяти. Этот факт кажется еще более убедительным после открытия возможности путей передачи информации от РНК обратно к ДНК.

Роль нуклеиновых молекул в хранении информации подтверждают интересные опыты с *«переносом памяти»*. В экспериментах было показано, что результаты обучения животных могут передаваться «необученным животным» с помощью экстракта РНК, извлеченной из мозга «обученных» особей.

Анализ современных данных, касающихся изучения нейронных и биохимических механизмов памяти, свидетельствует, что в основе памяти лежит *функциональная деятельность нейронов.* В результате этой деятельности происходят структурные изменения внутри самих нейронов, затрагивающие многие стороны их жизнедеятельности и вызывающие изменение структуры ДНК.

Формирование физиологических механизмов памяти человека определяется наследственными факторами и факторами среды, которые в процессе развития ребенка тесно взаимодействуют. Память, так же, как и мышцы, можно и нужно тренировать. Многочисленные примеры из жизни показывают, что люди, профессия которых требует от них постоянной тренировки памяти, отличаются всегда хорошей и долго сохраняющейся памятью, например учителя, музыканты, артисты, ученые, политические деятели. Историки утверждают, что Юлий Цезарь и Александр Македонский помнили имена и лица всех своих солдат 30-тысячных армий. Итальянский композитор Ф. Бузони запоминал и мог воспроизвести почти все услышанные мелодии. Известный советский шахматист А. Алехин помнил десятки тысяч шахматных партий, сыгранных им и другими шахматистами. Особенно феноменальной памятью обладал К. Маркс. Его биографы утверждают, что ему было достаточно один раз прочитать страницу книги, чтобы затем точно слово в слово воспроизвести ее. Такая необычайная память досталась К. Марксу не только по наследству, но и была результатом напряженного и последовательного труда. Он тренировал ее в течение всей своей жизни, ежедневно заучивая стихи. Это один из самых доступных и приятных способов тренировки памяти. Достаточно заучивать ежедневно даже одно четверостишие, и через 2–3 года вы убедитесь в усилении вашей памяти. Особенно важное значение имеет подобный прием для развития памяти у детей

и подростков, и в дошкольной и школьной практике его необходимо постоянно использовать.

Роль отдельных структур мозга в формировании памяти

В процессе обучения запоминание осуществляется с помощью различных структур мозга, включающих два уровня (рис.5):

- *неспецифический* (общемозговой) – стволовая ретикулярная формация, гипоталамус, ассоциативный таламус, гиппокамп и лобная кора;
- *модально-специфический (региональный)* – различные отделы новой коры больших полушарий, за исключением лобной коры.

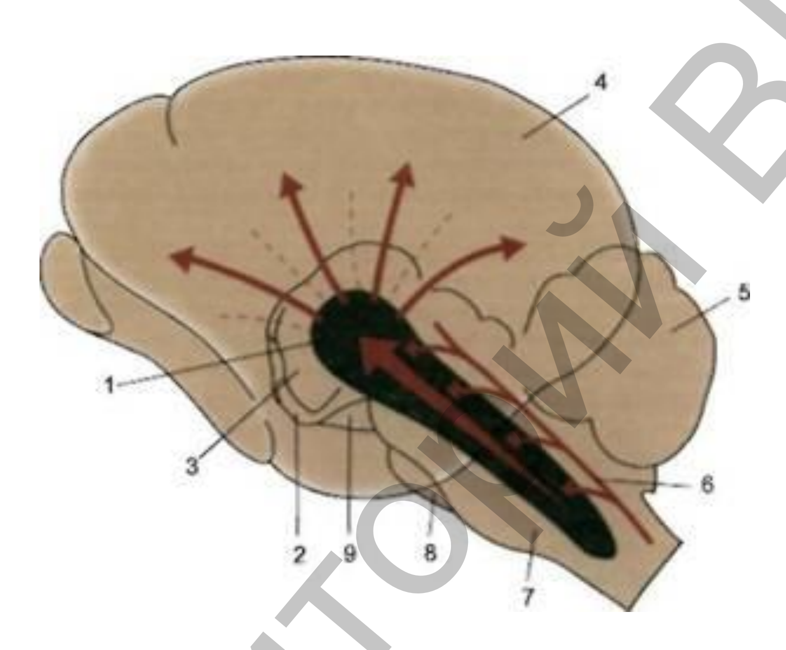


Рис. 5. Ретикулярная формация ствола, ее активирующие структуры и восходящие пути к коре больших полушарий (схема).
1 – ретикулярная формация ствола мозга и ее активирующие структуры;
2 – гипоталамус; 3 – таламус; 4 – кора большого мозга; 5 – мозжечок;
6 – афферентные пути и их коллатерали; 7 – продолговатый мозг; 8 – мост мозга;
9 – средний мозг.

Мозговая кора – основной субстрат модуляции памяти. Разрушение ее отдельных структур может вызвать расстройство памяти за счет нарушения разных процессов: либо запоминания, либо сохранения, либо воспроизведения. ***Височная кора*** участвует в запечатлении и хранении образной информации. При нарушении лобных долей отмечаются затруднения в организации действий, легкая отвлекаемость, наклонность к повторным стереотипным реакциям на раздражители.

Значительная роль в механизмах памяти отводится ***гиппокампу.*** Он выступает первым пунктом конвергенции условных и безусловных стимулов, когда мотивационное возбуждение гипоталамуса сопоставляется с информацией, поступающей из окружающей среды через перегородку. Гиппокамп, с одной стороны, играет роль селективного входного фильтра,

выделяя насущные стимулы, подлежащие хранению в долговременной памяти, устраняя реакции на посторонние для данного момента стимулы. С другой стороны, гиппокамп извлекает из памяти следы под влиянием мотивационного возбуждения, т.е. гиппокамп участвует в фиксации и извлечении информации из памяти, что иллюстрируется следующим клиническим наблюдением.

При двустороннем удалении гиппокампа по поводу эпилепсии было установлено, что прооперированный больной потерял способность к запоминанию новой информации. При этом он не обнаружил нарушений личности, каких-либо интеллектуальных расстройств, расстройств памяти на события минувших дней. Больной повторно был обследован спустя 28 лет после операции. В отчете отмечено: «Больной... не знает, где он живет, кто за ним ухаживает, что он ел в последний раз... В то же время у него сохраняются обрывки воспоминаний... к числу его любимых занятий относятся кроссворды и телевизор».

Ретикулярная формация оказывает активирующее влияние на структуры, участвующие в фиксации и воспроизведении следов памяти (энграмм). Она также непосредственно включается в процессы формирования энграмм. Угнетение ее функций (например, нейрофармакологическими средствами) сопровождается нарушением процесса консолидации.

Таламокортикальная система способствует организации кратковременной памяти, при нарушении дорсомедиального и вентро-латерального ядер таламической области затрудняются усвоение нового материала и сохранение ранее заученной информации. Влияние указанных ядер связывают с ослаблением их активирующего влияния на лобные отделы коры. В лобную кору основная информация поступает по двум путям: от сенсорных проекционных зон и через ассоциативные ядра таламуса. Оба потока импульсов в лобных долях обрабатываются и служат основой специфической и интегративной деятельности лобных долей, здесь формируются общие программы поведения и команды для ближайшей подкорки.

Нарушения памяти

У детей преобладает механическая наглядно-образная память, причем лучше запоминаются эмоционально яркие впечатления. В процессе овладения речью значительно возрастает способность к сложным смысловым ассоциациям, к усвоению абстракций**.** *Диссоциация между механической и смысловой памятью особенно наглядно выступает у детей, страдающих олигофренией* (слабоумием): на фоне хорошей механической памяти заметно снижена смысловая.

У детей память имеет свои особенности. Они обычно связывают по случайному признаку отдаленные предметы или события. У В. Вересаева в рассказах о детях описывается девочка, которая говорила, что воры ели листья и сливы с косточками. Ей объясняли, что воры – это самые плохие люди, а кроме того запрещали есть листья и сливы с косточками, поэтому

по случайному признаку произошло объединение этих понятий, что и привело к ошибке памяти. Часто дети еще и фантазируют.

С другой стороны детская память обладает фотографичностью. Взрослый, пропустив в сказке деталь или какую-либо подробность, тут же будет поправлен ребенком. Память у детей характеризуется непроизвольностью и задача взрослого сделать е е произвольной. Кроме того, необходимо, чтобы память приобрела готовность к запоминанию, то есть ученик должен заранее знать, когда и как пригодится заученный материал.

Расстройства памяти весьма многообразны и не обязательно связаны с органическим поражением головного мозга; они могут наблюдаться при переутомлении, невротических состояниях, общей астенизации в результате перенесенных инфекций и т.д.

Полная потеря памяти называется *амнезией.* При черепно-мозговых травмах может наблюдаться *ретроградная амнезия* – потеря памяти на события, связанные с данной травмой. Например, больной, попавший под машину, не помнит, как это произошло, хотя может рассказать о событиях, предшествующих несчастному случаю и следующих за ним. Значительно чаще встречается снижение памяти – *гипомнезия.* Особенно заметно это проявляется в школьном возрасте: родители ребенка, да и сами дети нередко жалуются на плохую память и связанную с ней низкую успеваемость. Все подобные случаи требуют детального анализа, так как плохая успеваемость может быть следствием и других причин: например, чрезмерной отвлекаемости, утомляемости, отставания в психическом развитии и т.д. Особого внимания заслуживают случаи, когда память начинает прогрессивно ухудшаться. Конечно, и здесь следует учитывать возрастающую сложность школьной программы, увеличение объема учебного материала. У некоторых людей встречается своеобразная неравномерность в процессах запоминания. Значительно лучше усваиваются, например, зрительные впечатления и плохо – слуховые или наоборот.

Существуют рациональные способы заучивания:

- отчетливо понимать заучиваемый материал, сознавать связь между отдельными его частями и логические переходы между ними;
- сопоставлять с ранее изучаемым материалом;
- постоянно подчеркивать различия между сходным материалом;
- составлять логический план;
- обеспечивать системность знания, что способствует прочности и над ежности запоминания.

Рекомендации для дословного запоминания:

- заученный материал лучше повторять не сразу 10–15 раз, а распределить повторение во времени: повторить 2–3 раза, а потом после длительного перерыва еще 2–3 раза. Это меньше утомляет и способствует прочности запоминания;

- хорошо повторять материал перед сном, отдых коры головного мозга содействует лучшему усвоению знаний;
- небольшие стихотворения лучше заучивать целиком, а большие стихотворения разбивать на отрывки по 20–25 строк;
- лучше запоминается начальный и конечный материал, а середина обычно «проваливается»;
- при длительном заучивании необходимо менять месторасположение, так как новый материал ассоциируется с новым месторасположением;
- необходимо применять к памяти определенные требования, постоянно повышая их, иначе это может привести к «умственному застою»;
- большое значение имеет правильное чередование порядка приготовления уроков: похожие предметы друг за другом не учатся, ведь сходство материала только мешает запоминанию;
- целесообразно выучивать материал в тот день, когда его объяснили, а затем повторить его накануне урока. Повторение имеет большое значение.

Существуют и определенные закономерности припоминания:

- ребенок должен сам вспомнить, родители и учителя немедленно подсказывающие портят память ребенка;
- необходимо представить себе обстоятельства, при которых данный материал запоминался, вспомнить мысли или обстановку;
- для проверки правильности припоминания необходимо сопоставить материал с тем, который вы знаете досконально.

Известны люди с феноменальной памятью, воспроизводящие до 70 и более бессмысленных слов или чисел. Но такая память имеет свои недостатки, так как забывание происходило с большим трудом. Эта проблема может быть острой и мучительной, даже болезненной. При чтении книг каждая деталь в тексте вызывает обилие образов и уводит в сторону, поэтому такие люди обычно не бывают начитанными. Нормальная память является более гибкой и оперативной, чрезмерное ее развитие отрицательно сказывается на мышлении. Необычные явления памяти сопровождаются болезненным состоянием, которое получило название *гипермнезии*. Оно заключается в припоминании того, что было неосознанно воспринято и в здоровом состоянии никогда не вспоминалось. Установлено, что память улучшается под действием гипноза. Гипнопедия – это обучение во сне, но с другой стороны нарушение естественного сна является вредным для процессов жизнедеятельности.

Известный советский исследователь мозга А.Р.Лурия в работе «Маленькая книжка о большой памяти» описал многолетние наблюдения над человеком с феноменальной памятью. Этот человек с легкостью мог воспроизводить предъявленный ему длинный ряд слов, цифр или бессмысленных сочетаний букв в любом порядке: с начала, с конца, с середины. Он мог воспроизводить таблицы с 30 и более цифрами в любом порядке

(по горизонтали, по вертикали, по диагонали). У этого человека были удивительно своеобразные ассоциации. Отдельные слова, буквы, знаки вызывали у него зрительные образы. Например, «синий» – кто-то из окна помахивает синим флажком, цифра семь – человек с усами. Эти своеобразные синестезии мешали чтению художественной литературы, так как нередко ускользал смысл рассказа. Удивителен был и способ, при помощи которого этот человек запоминал ряды слов, знаков и т.д. Он мысленно «расставлял» их вдоль какой-либо знакомой улицы и при «вспоминании» мысленно мог «прогуливаться» по этой улице в любом направлении и находить нужные слова. Запоминалось все настолько прочно, что нужно было прилагать специальные усилия, чтобы забыть. Эта необыкновенная память в основе своей была механической. В одном из опытов этому человеку в присутствии большой аудитории был предъявлен длинный ряд слов, а всем присутствующим дано было задание указать, какое слово в этом ряду означало название болезни. Почти вся аудитория, не запомнив и малой доли всех слов, тут же обнаружила искомый термин, а этот человек вынужден был несколько раз перебирать в памяти все слова, пока не нашел нужного.

К своеобразным нарушениям памяти относятся ощущения *«уже виденного»,* когда человеку вдруг начинает казаться, что вся данная обстановка, действия, слова и лица когда-то в точности им переживались, что точно в такой же ситуации, во всех ее деталях он уже бывал. Встречается и обратное явление *«никогда не виденного»,* когда какой-либо знакомый процесс ощущается словно впервые в жизни. Оба этих феномена могут наблюдаться и у здоровых людей, их связывают с возникновением раздражения в височной доле.

7. Речь как основа сознания (физиологические аспекты)

Основное отличие человека от животных. Человек отличается от животного наличием речи, т.е. способности выражать свое внутреннее состояние с помощью слова или совокупности слов. В процессе эволюции произошел революционный скачок, позволивший живой материи перейти на принципиально новый уровень обобщения в виде собранных в определенной последовательности символов – звуков (а на последующих этапах эволюции – букв).

Человек дал себе много определений. Самое распространенное – это Homo sapiens – человек разумный. В понимании К. Линнея, это означало, что человек возвышается над животным миром и в своих поступках руководствуется разумом, проявляя способность к взаимодействию, предвидению и вообще мудрость, характерную только для этого вида. Homo ludeus – человек игривый. Это определение дошло до нас от древних римлян как выражение той мысли, что идеалом для нашего рода, самым прекрасным, наиболее разумным и желанным занятием является игра – даже тогда, когда речь идет о работе. Homo socialis – человек общественный; это определение

ближе всего соответствует сути. Оно содержит указание на важную особенность человека, в развитии которого определяющим являются не биологические факторы, а социальные. Homo culturalis – человек культурный; по определению Парнера и Гибсона, это такой вид, который, выделившись из животного мира, создает культуру – нечто такое, что развивается, сохраняется и передается из поколения в поколение. Культура же является результатом речи письменной и устной, а также особого интеллекта. Речь и язык являются настолько характерными свойствами человека, что, пожалуй, наиболее точное название нашего вида было бы человек говорящий – Homo dicens. В этом определении подчеркиваются различия между высшей нервной деятельностью животных и человека.

Ф. Энгельс так писал о различиях мозга человека и животных: «Сначала труд, а затем и вместе с ним членораздельная речь явились двумя главными стимулами, под влиянием которых мозг обезьяны постепенно превратился в человеческий мозг». И.П. Павлов отмечал, что «в развивающемся животном мире на фазе человека произошла чрезвычайная прибавка к механизмам нервной деятельности – возникла речевая функция, внесшая новый принцип в деятельность больших полушарий». По образному выражению И.П. Павлова, «слово сделало нас людьми».

Две сигнальные системы действительности. Животное воспринимает окружающий мир в результате воздействия на него материальных факторов (раздражителей). На основе этих воздействий у животного формируются безусловные или условные рефлексы. Совокупность этих конкретных сигналов внешнего мира И.П. Павлов предложил называть первой сигнальной системой действительности. Систему нейронов мозга, воспринимающих эти сигналы и формирующих ответные реакции на них, он рассматривал в качестве материальной основы первой сигнальной системы. В настоящее время термин «первая сигнальная система» (также как и термин «вторая сигнальная система») трактуется многозначно – это и сами сигналы, и структуры, воспринимающие их, и процессы, происходящие в этих структурах при обработке сенсорных сигналов. Очевидно, целесообразно дифференцировать эти понятия. Можно считать, что первая сигнальная система – это совокупность нейронов коры больших полушарий, принимающих участие в обработке всех конкретных сенсорных сигналов внешней и внутренней среды. Сами эти сигналы можно называть сигналами первой сигнальной системы. Анализ сенсорных сигналов в этой системе – это процессы первой сигнальной системы. В первой сигнальной системе все формы поведения, включая способы и средства взаимного общения, базируются исключительно на непосредственном восприятии действительности и реакции в ответ на непосредственные (натуральные) раздражители. Первая сигнальная система обеспечивает формы конкретно-чувственного отражения.

Человек воспринимает внешний мир также, как и животные – на основе деятельности первой сигнальной системы. Но, помимо этого, человек

воспринимает его и на основе деятельности второй сигнальной системы действительности, специфическим раздражителем которой является слово с заложенным в него смыслом, слово, которое обозначает предметы и явления окружающего мира. Под второй сигнальной системой действительности И.П. Павлов понимал совокупность словесных раздражителей, а также нервные процессы, возникающие в больших полушариях головного мозга в результате сигнализации окружающего мира речевыми обозначениями предметов и явлений природы, раздражающими органы чувств (анализ и синтез слов, обладающих смыслом). В предлагаемой нами трактовке – вторая сигнальная система – это совокупность нейронов, участвующих в восприятии слова как сигнала сигналов, т.е. как сигнала второй сигнальной системы.

Значение слова как условного сигнала для животных и человека. Для животного слово представляет собой набор звуковых волн и является раздражителем первой сигнальной системы, на который можно выработать условный рефлекс. Однако слово для животного не несет смысловой нагрузки. Например, если выработать условный слюноотделительный рефлекс у собаки и человека на звонок и должным образом закрепить его, а затем звучание звонка заменить словом «звонок», то у человека слюноотделение произойдет, а у собаки нет. Для человека звучание звонка (конкретный раздражитель) и слово «звонок» (обозначение конкретного раздражителя или абстракция от реального раздражителя) одинаковы в качестве условных раздражителей. Для собаки слово «звонок» – набор звуковых волн.

У человека слова приобретают смысл в результате возникновения прочной связи в коре больших полушарий между центрами возбуждения, возникающими под воздействием конкретных сигналов окружающего мира, и центрами возбуждения, возникающими на слова, обозначающие конкретные раздражители. Таким образом, слова приобретают смысл на основе механизма установления условно-рефлекторных связей в коре больших полушарий головного мозга. В результате образования таких связей слова могут заменить конкретные раздражители окружающей среды, становясь их символами. Иначе говоря, слово, обладающее смыслом, является абстракцией конкретного раздражителя, его символом, заменителем. И на этот заменитель можно вырабатывать бесконечное количество условных рефлексов.

В речи используются слова (для человека) как раздражители второй сигнальной системы, обладающие еще очень важной особенностью, – они имеют обобщающее значение.

Различают обобщения по звучанию и по смыслу. Обобщения по звучанию есть и у животных. Например, у собак вырабатываются условные двигательные рефлексы на словесные раздражители, которые для них служат непосредственными сигналами. Сходные слова по звучанию и даже отдельные звуки вызывают у собаки двигательный условный рефлекс: она ложится не только на слово «ложись», но и на слог «жи» и любое другое слово, в котором акцент делается на звук «ж». Специфическая для человека форма

обобщения осуществляется по смысловому значению слова, поэтому испытуемые одинаково реагируют на слова «врач» и «доктор», «дорожка» и «тропинка» и т.д.

Обобщение может быть разной степени:

1) слово заменяет отдельный предмет, например, конкретный стол;

2) слово – символ нескольких однородных предметов (слово «стол» может означать стол письменный, столовый, журнальный и т.д.);

3) слово – символ нескольких разнородных предметов; например, значение слова «мебель» более широкое, оно включает в себя характеристики предшествующих определений, т.е. является абстракцией все возрастающего порядка;

4) в слове может быть и еще более широкое обобщение, включающее ряд предыдущих обобщений, например, слово вещь.

Создание обобщений расширяет границы абстрактного мышления – в количественном отношении словесные раздражители значительно превышают раздражители материальные. В результате этого вторая сигнальная система начинает занимать доминирующее положение над деятельностью первой сигнальной системы у человека.

Обе сигнальные системы у человека находятся в органической связи.

Взаимодействие между первой и второй сигнальными системами

Считается, что первая и вторая сигнальные системы функционируют в полном взаимодействии. Его можно проследить, как отмечалось в главе 37, на примере выработки условных рефлексов, где в качестве индифферентного сигнала используется конкретный сигнал, либо его словесный заменитель. Так, если у человека выработать условный рефлекс на звучание звонка, то при замене этого сигнала на слово «звонок» рефлекс сразу же, при первом предъявлении слова будет воспроизводится. Это означает, что имеет место иррадиация возбуждения из первой сигнальной системы во вторую и обратно. О взаимодействии двух систем говорит и наличие реципрокных (индукционных) отношений между ними. Например, попытка выработать условный рефлекс на звучание звонка во время решения человеком арифметической задачи будет безуспешной, вследствие того, что при активном функционировании второй сигнальной системы реципрокно тормозится деятельность первой сигнальной системы. Но в жизни могут встречаться и такие случаи, когда раздражители двух систем – словесный эквивалент и физический объект внешней среды будут оказывать на организм противоположное воздействие. Например, у человека выработан положительный пищевой рефлекс на звонок. После закрепления рефлекса одновременно с включением звонка произносится словесное отрицание звучания звонка – «Нет звонка». В данной ситуации возникает встречная деятельность двух сигнальных систем или, как говорил И.П. Павлов, возникает «сшибка» нервных процессов. В этом случае решение вопроса о реализации ранее выработанного рефлекса зависит от соотношения между двумя сигнальными

системами у данного человека: если преобладает первая сигнальная система (образное мышление), то рефлекс будет проявляться; если вторая – (т.е. для человека более значимо слово, чем воздействие конкретного фактора внешней среды), то он не возникнет.

После классических работ И.П. Павлова в физиологии, психологии и психофизиологии были накоплены данные, позволяющие, в определенной степени, понять вопрос о том, что такое речь, каковы физиологические механизмы, лежащие в основе этого сложнейшего психического процесса и составляющего основу сознания.

Речь и язык. Речь – это основная форма сознания людей, которая представляет собой исторически сложившийся способ общения людей с помощью звуковых и зрительных знаков, т.е. посредством языка. Можно также сказать, что речь – это практическое применение человеком языка в целях общения с другими людьми.

Язык – это система словесных знаков, необходимых для человеческого общения и мышления. В настоящее время в мире насчитывается более 5000 языков. Каждый язык имеет свой набор звуков, букв, слов, словосочетаний, свою структуру и свои законы, что в целом диктует систему фонетических, лексических, грамматических и стилистических правил. В каждом языке смысл слов, а также правила языка являются структурой и объемом памяти, т.е. информационным тезаурусом (богатством) индивида, который он приобретает в процессе общения, прежде всего в семье. Смысловая структура языка содержится в семантическом тезаурусе в форме определенного семантического кода.

Функции речи. Речь существенно дополняет способность человека к восприятию окружающего мира на базе первой сигнальной системы, составляя ту «чрезвычайную прибавку» к высшей нервной деятельности, о которой говорил И.П. Павлов, отмечая принципиально важное различие ВНД человека по сравнению с ВНД животных. Люди используют речь, прежде всего, для обмена мыслями, сообщениями, приказами, переживаниями. Следует, однако, заметить, что в общении люди интенсивно используют мимику и жесты. По некоторым данным, в процессе общения информация, передаваемая словом, занимает лишь 7% от общего объема, 38% приходится на долю интонационных компонентов и 55% занимают невербальные коммуникативные сигналы.

Среди когнитивных процессов речь занимает особое место, поскольку, включаясь в разнообразные познавательные акты (мышление, восприятие, ощущение), она способствует «оречевлению» получаемой человеком информации.

Таким образом, в широком понимании, речь выполняет коммуникативную функцию, а также обеспечивает понятийные процессы. Кроме того, благодаря речи человек способен вырабатывать разнообразные условные рефлексы, что также существенно расширяет его адаптивные возможности.

Виды речи. Речь – это разноэлементный и многозвенный психофизиологический процесс. Она включает в себя три основных звена: восприятие речи, ее продуцирование и центральное звено, именуемое «внутренней речью».

Различают два основных вида речи*: внешнюю и внутреннюю речь*.

Внешняя речь бывает *устной и письменной*. *Устная* речь является средством непосредственного прямого общения, а *письменная* речь позволяет накапливать знания и является средством опосредованного общения во времени и в пространстве. Устная (экспрессивная, или моторная), речь в большинстве случаев – диалогическая, реже – монологическая. По сравнению с точной и развернутой формой письменной речи, устная речь характеризуется сокращениями. В ней большое значение имеет интонационная сторона, мимика, жест, которые могут существенно определять смысл произносимых слов. Монолог – это сложная форма речи, которая развивается позднее диалогической речи.

Внутренняя речь («немая речь», «речь для себя», «молчаливое обдумывание») не предназначена для сообщения. Ее рассматривают как результат эволюции эгоцентрической речи ребенка, как следствие постепенного отмирания ее звучащей стороны, вокализации. Внутренняя речь, как отмечал Л.С. Выготский, выражает способность «мыслить слова», представлять их вместо того, чтобы произносить, оперировать образом слова вместо самого слова; внутренняя речь не есть речь минус звук, а своеобразная по строению и способу функционирования речь. Ее характерные особенности – отрывочность, фрагментарность, бессвязность, сокращенность по сравнению с внешней речью. При переводе внутренней речи во внешнюю происходит не просто вокализация, а переконструирование в синтаксически расчлененную, развернутую и понятную для других речь.

Свойства речи. Выделяют четыре основных свойства речи: *содержательность, понятийность, выразительность и воздейственность*. *Содержательность* отражает объем выраженных мыслей, чувств и побуждений; с этой точки зрения речь может быть содержательной или поверхностной. *Понятийность* речи означает умение говорящего использовать краткие, синтаксически правильно построенные предложения, умение следить за логикой изложения. *Выразительность* речи определяется эмоциональной насыщенностью (речь яркая или тусклая), ясностью и отчетливостью произношения, правильным акцентированием и правильной интонацией, использованием метафор, сравнений, эпитетов, гипербол. *Воздейственность* речи отражает степень влияния речи на мысли, чувства и волю других людей, их убеждения и поведение.

Физическая характеристика устной речи

Нормальная громкость речи – в пределах 40–70 дБ, а средняя частота – 125 Гц. У людей с очень громким голосом интенсивность звука достигает 90 дБ, а частота – 152-180 Гц. Крик – это очень интенсивный звук,

достигающий 100 дБ и частоты 173–1254 Гц. Считается, что речь слышна в том случае, если она громче окружающего шума на 6 дБ. У мальчиков и девочек постепенно частота звуков голоса снижается с 400 Гц до 125 и 205 Гц соответственно; преимущественно, это снижение происходит в период полового созревания. Обычно взрослые произносят до 270 слов в минуту.

Общие представления о механизмах речи

Речь основана на работе различных механизмов, среди которых можно условно выделить мозговые и периферические. К мозговым относят собственно систему речи, или вербальную систему, благодаря которой реализуется суть речевого процесса. Именно работа этой системы до настоящего времени представляет наименее разработанную область физиологии высшей нервной деятельности. Кроме того, к мозговым механизмам следует отнести и сенсорные системы, прежде всего слуховую, зрительную, тактильную и двигательную, с помощью которых происходит опознание и порождение речевых сигналов. Кроме того, способность человека к анализу и синтезу звуков речи тесно связана с развитием фонематического слуха, т.е. слуха, обеспечивающего восприятие и понимание фонем данного языка.

К периферическим механизмам относят периферические системы обеспечения внешней, в том числе устной и письменной, речи. Устная речь – это сложнейший физиологический акт, при котором за счет артикуляции и фонации произносятся в определенной последовательности звуки – фонемы, слова и предложения, несущие в себе соответствующий смысл. Произношение отдельных звуков, т.е. артикуляция, и озвучивание слов, т.е. фонация, осуществляется благодаря согласованной деятельности мышц языка, губ, мягкого неба, глотки, гортани, дыхательной мускулатуры. Все это составляет речедвигательный аппарат, обеспечивающий звуковую организацию речи. В отдельности каждые из этих мышц выполняют свои самостоятельные функции (например, захват и заглатывание пищи) благодаря функционированию соответствующих центров. Среди систем, участвующих в фонации, выделяют три основные; среди них:

1) энергетическая система дыхательных органов, необходимая для возникновения звука (легкие и главная дыхательная мышца – диафрагма);

2) генераторная система – звуковые вибраторы, при колебании которых образуются звуковые волны (голосовые связки гортани как тоновый вибратор, а также щели и затворы, получающиеся во рту при артикуляции);

3) резонаторная система (носоглотка, череп, гортань и грудная клетка).

Устная речь образуется в результате изменения формы и объема надставной трубки, состоящей из полости рта, носа и глотки. В резонаторной системе, отвечающей за тембр голоса, образуются определенные форманты, специфические для данного языка. Резонанс возникает в результате изменения формы и объема надставной трубки.

Артикуляция – это совместная работа органов речи, необходимая для произнесения звуков речи. Артикуляция регулируется речевыми зонами коры и подкорковыми образованиями. Для правильной артикуляции необходима определенная система движений органов речи, формирующаяся под влиянием слухового и кинестезического анализаторов.

Таким образом, устная речь – это результат работы периферических органов, основанный на генерации дифференцированных акустических последовательностей (звуков) за счет высококоординированной произвольной моторной деятельности.

Письменная речь обеспечивается работой двигательного аппарата, в том числе мышц кисти ведущей руки (у большинства – правой).

Во всех случаях управление периферическим аппаратом речи осуществляется благодаря работе вербальной мозговой системы.

В отношении работы собственной системы речи, или вербальной системы, существуют различные представления, в том числе концепция о трех уровнях внутренней речи и модель речи Вернике-Гешвинда (в различных вариантах и модификациях).

Концепция о трех уровнях внутренней речи

Т.Н. Ушакова предлагает выделять три иерархически организованных уровня внутренней речи, разделение которых прослеживается в онтогенезе.

Первый уровень связан с механизмами действия и владения отдельными словами, обозначающими события и явления внешнего мира. Этот уровень реализует так называемую номинативную функцию языка и речи и служит в онтогенезе основой для дальнейшего развития механизмов внутренней речи. Действительно, в ряде работ было показано, что следы словесных сигналов в коре мозга ребенка вместе с образами воспринимаемых предметов образуют специализированные комплексы временных связей, которые можно рассматривать как базовые элементы внутренней речи.

Второй уровень – это образование множественных связей между базовыми элементами и материализованной лексикой языка, в результате чего формируется вербальная сеть, или семантическое поле (при активации узла вербальной сети возбуждение распространяется на близлежащие узлы этой сети). Вербальная сеть оказывается стабильной и сохраняется на протяжении всей жизни. Предполагается, что в структуре вербальной сети материализуется языковой опыт человечества, а сама вербальная сеть составляет основу речевого общения людей. Таким образом, согласно концепции автора, вербальная сеть представляет собой морфофункциональный субстрат второй сигнальной системы.

Третий уровень – это динамический уровень, который «оживляет», индивидуализирует и придает динамичность вербальной сети. Он состоит из быстро сменяющихся активаций отдельных узлов вербальной сети, поэтому каждому произносимому человеком слову предшествует активация

соответствующей структуры внутренней речи, переходящая путем перекодирования в команды артикуляционным органам.

Мозговые центры речи. Афазии. Выполнение речевых движений регулируется специализированными центрами, расположенными в коре больших полушарий; они получили название центров речи. Эти центры не только планируют и реализуют внешнюю и внутреннюю речь, но и обеспечивают хранение речевых «образов», звуковых и письменных символов, благодаря чему люди накапливают опыт и могут узнавать и понимать обращенную к ним устную и письменную речь, а также анализировать собственную речь. Последнее очень важно для того, чтобы речь не утратила четкости и эмоциональной выразительности.

Выделение, или идентификация, специализированных структур коры и подкорковых образований, ответственных за способность произносить и понимать речь, основана на клинических данных, полученных при изучении локальных поражений мозга и эффектов электростимуляции структур мозга во время операций на головном мозге. В частности, широкую известность получили исследования У. Пенфилда. Во время операций на открытом мозге, которые иногда выполняются под местной анестезией, У. Пенфилд с помощью слабых токов раздражал речевые зоны коры, в том числе центры П. Брока и К. Вернике, и получал изменения речевой активности пациентов. Благодаря работам У. Пенфилда и других исследователей было установлено, что с помощью электростимуляции можно выделить все зоны и участки коры, включающиеся в выполнение той или иной речевой задачи, и эти участки весьма специализированы по отношению к особенностям речевой деятельности. В целом, сегодня нет оснований сомневаться в наличии центров речи, в том числе моторного центра речи Брока, сенсорного центра речи Вернике, которые относят к центральному органу речи, а также центра письма, центра заученных движений, оптического центра речи и центров речевой памяти.

Центр Брока находится в лобной области (поля 44 и 45) у основания (оперкулярная часть) нижней, или третьей, лобной извилины (у правшей – в левом полушарии). Часто его также называют речедвигательным центром, или моторным центром речи, или двигательным центром устной речи. При этом поле 45 предназначено для выработки внутренней программы речи, а поле 44 – для организации устной (моторной) речи. Кроме того, в лобной доле находятся центры движения губ и языка, а также центры письма (премоторная область лобной доли, в том числе поле 6 и поле 8). Вместе с полями 44 и 45 они обеспечивают организацию периферических компонентов устной речи (процессы артикуляции и фонации) и письменной речи. При поражении полей 44, 6 и 8 наблюдается моторная афазия, а при поражении поля 45 – синтаксическая афазия, а также вокальная амузия, т.е. неспособность петь. При поражении поля 8 может наблюдаться аграфия, т.е. утрата способности к письменной речи.

При афазии Брока (эфферентной, или моторной, афазии) собственная речь нарушается, а понимание чужой речи сохраняется почти полностью. Одним из симптомов афазии Брока является нарушение кинетической мелодии слов (по причине невозможности плавного переключения с одного элемента высказывания на другой). Больные с афазией Брока осознают большую часть своих речевых ошибок. Они могут общаться с большим трудом и лишь незначительное количество времени.

Поражение другого отдела передних речевых зон (в нижних отделах премоторной зоны коры) сопровождается так называемой динамической афазией, когда больной теряет способность формулировать высказывание, переводить свои мысли в развернутую речь (нарушение программирующей функции речи).

В целом, все виды афазий, возникающие при поражении речевых центров, расположенных в лобной доле, получили название синтагматических афазий. Это название отражает, что афазии связаны с трудностями динамической организации речевого высказывания.

Центр Вернике находится в височной области в задней трети верхней (или первой) височной извилины и прилегающей к ней надкраевой извилине (поля 21 и 22 по Бродману). Этот центр часто называют как сенсорный (акустический) центр речи, или как слухоречевая зона коры. Он преимущественно развит в левом полушарии. Этот центр обеспечивает способность человека к анализу и синтезу речевых звуков, т.е. фонематический слух (рече-слуховой гнозис). Благодаря такому слуху человек может воспринимать и понимать фонемы данного языка. При нарушении этого центра возникает сенсорная (лексическая, фонологическая) афазия, или словесная глухота. Это утрата способности понимать речь (утрата фонематического слуха) при сохранении способности говорить. У таких больных появляются затруднения в понимании устной речи, в письме под диктовку (сенсорная афазия). В тяжелых случаях больные с афазией Вернике воспринимают родной язык как неизвестный им иностранный язык. Речь таких больных достаточно беглая, но обычно бессмысленная, так как больные не замечает своих дефектов. При поражении поля 22 может наступать музыкальная глухота, при которой музыкальные звуки воспринимаются как беспорядочный шум.

Другие центры речи. В височно-затылочной области расположено поле 37, в котором имеется шесть подполей. В правом полушарии эта область выполняет функцию узнавания целого предмета, а в левом полушарии она осуществляет выделение основных признаков, название предметов. При повреждении поля 37 наблюдается амнестическая афазия, т.е. нарушение способности называть предметы при сохранении возможности их охарактеризовать. Такие больные заменяют названия предметов «словами-паразитами» («эта штука»), более общими понятиями («птица» вместо «голубь») или иносказаниями («то, чем пишут» вместо «карандаш»). Кроме того, при повреждении поля 37 наблюдается семантическая (логико-грамматическая)

афазия – нарушение понимания логико-грамматических конструкций, отражающих пространственные отношения предметов. Это проявляется в нарушении навыков чтения, письма и счета. Иногда такие расстройства выступают в качестве главных симптомов; в этих случаях говорят об алексии, аграфии и акалькулии. Отдельно выделяют акустическо-мнестическую афазию и оптико-мнестическую афазию.

В теменно-затылочной области (нижняя теменная долька) находится поле 39 (угловая извилина) и поле 40. В поле 39 расположен оптический центр речи, или центр письменной речи. С его участием осуществляется восприятие пространства и словоформы, т.е. написанное слово. При повреждении поля 39 сохраняется зрение, но теряется способность читать, т.е. анализировать написанные буквы, слагать из них слова и фразы. Это называется алексией, или морфологической афазией. В поле 40 находится центр заученных движений руки. Он функционирует совместно с центром письма, который находится в заднем отделе средней лобной извилины, вблизи моторной зоны (поле 8). При повреждении поля 40 сохраняются все виды движения, но теряется способность тонких движений, необходимых для начертания букв, слов и других знаков, т.е. развивается аграфия. Она также может наблюдаться при поражении центра письма.

В целом, нарушения, возникающие при поражении задних отделов левого полушария и приводящие к нарушению кодов речи (в частности, фонематического, артикуляционного, семантического), получили общее название – парадигматические афазии.

Афазии, как и другие виды нарушения речи, в том числе позднее развитие речи, алалия (недоразвитие речи), неправильное формирование артикуляции (дизартрия), косноязычие, гнусавость (носовой оттенок голоса), тахи-лалия (чрезмерно быстрая речь), заикание (расстройство темпа и ритма речи как проявление логоневроза) и афо-ноия (потеря звонкости голоса) служат важнейшими симптомами нарушения мозговой деятельности.

Афазия как результат постепенного (например, при атеросклерозе головного мозга) или внезапного (например, при инсульте) поражения центров речи приводит к социальной изоляции больного. Он утрачивает способность общаться с окружающими, а те в свою очередь не могут понять, что нарушение речи связано не с изменением структуры его личности, а с повреждением его мозговых центров речи. В связи с этим больных с афазией нередко считают психически ненормальными. Это особенно характерно для сенсорной афазии, когда неспециалисту трудно уяснить, что явное непонимание речи в сочетании с незаторможенным, но более или менее бессвязным спонтанным разговором не вызвано психическими нарушениями. Такие больные страдают вдвойне или даже втройне: от афазии, от ложного истолкования природы их заболевания и от отсутствия (или неверно назначенного) лечения.

Механизмы восприятия речи и механизмы ответа

Осмысление акустического речевого сигнала возможно лишь после того, как этот сигнал будет преобразован в последовательность дискретных элементов. Эта последовательность может быть представлена в виде цепочки символов-фонем, число которых в каждом языке очень мало (например, в русском языке их 39). Преобразование речевого сигнала происходит в блоке фонетической интерпретации.

Конкретные психофизиологические механизмы, обеспечивающие этот процесс фонетической интерпретации, еще во многом не ясны. Предполагается, что в основе этого процесса лежит принцип детекторного кодирования. Действительно, на всех уровнях слуховой системы обнаружена достаточно строгая тонотопическая организация, т.е. нейроны, чувствительные к разным звуковым частотам, расположены в определенном порядке и в подкорковых слуховых центрах, и в первичной слуховой коре. Это означает, что нейроны обладают хорошо выраженной частотной избирательностью и реагируют на определенную полосу частот. Образно можно себе представить наличие детекторов соответствующих фонем, т.е. в коре больших полушарий имеется своеобразная клавиатура, где каждая клавиша – это нейрон-детектор определенной фонемы. Предполагается также, что в слуховой системе существуют и более сложные типы детекторов, в частности, избирательно реагирующие на признаки согласных. При этом остается неясным, за счет каких механизмов происходит формирование фонетического образа слова и его опознание.

Восприятие письменной речи (текста), согласно модели Д. Мейера и Р. Шваневельдта, начинается в тот момент, когда ряд букв поступают на «анализатор деталей». Получающиеся при этом коды, содержащие информацию о форме букв (прямые линии, кривые, углы), передаются на детекторы слов. При обнаружении этими детекторами достаточных признаков генерируется сигнал, подтверждающий, что обнаружено некоторое слово. Обнаружение определенного слова активизирует также расположенные рядом слова. Например, при обнаружении слова «компьютер» активизируются также слова, расположенные в сети памяти близко от него, такие, как «винчестер», «интернет» и т.д. Возбуждение семантически связанных слов облегчает их последующее обнаружение. Эта модель привлекательна также и тем, что открывает путь к пониманию структуры семантической памяти.

В целом восприятие речи, так же как и организация речевого ответа, вероятно, опосредуется внутренними кодами, обеспечивающими фонологический, артикуляционный, зрительный и семантический анализ слова. Причем все перечисленные коды и операции, осуществляемые на их основе, имеют свою мозговую локализацию.

Реальная ситуация, происходящая в коре больших полушарий при внешней речи, описывается моделью Вернике-Гешвинда. Согласно этой модели, этапы нейронной обработки информации при назывании увиденного

предмета можно представить следующим образом. Сначала зрительная информация передается от сетчатки по зрительным путям к первичной проекционной зрительной коре (поле 17), затем ко вторичной проекционной зоне (поле 18) и, наконец, к прилегающей к ним ассоциативной коре (поле 39), где происходит распознавание образа. Информация о нем поступает в центр Вернике (поле 22) для подбора слов. Отсюда сигналы по дугообразному пучку проводятся в центр Брока, где происходит формирование речи. На последнем этапе информация о словоформах, которые должны быть произнесены, передается в центры двигательной коры, отвечающие за вокализацию, где используется для организации артикуляции и фонации (поля 6 и 8).

Когда человек получает звуковой сигнал, требующий речевого ответа, путь обработки информации сходный, но при этом центр Вернике активируется уже не зрительными, а слуховыми центрами.

Модель Вернике-Гешвинда позволяет понять природу сенсорной, моторной и анамнестической афазий. При сенсорной афазии в пораженном центре Вернике нарушается рецептивный подбор слов и возникает дефицит информации, необходимой для формирования речи. При поражении центра Брока сама способность складывать из слов фразы утрачивается. Блокада дугообразного пучка ведет к проводниковой афазии, напоминающей сенсорную. Если повреждаются одновременно центры Брока и Вернике, то возникает полная, или глобальная, афазия, при которой страдает как образование речи, так и ее восприятие.

Данные, полученные с помощью позитронной эмиссионной томографии, показывают, что у праворуких здоровых грамотных взрослых отдельные операции при восприятии слов обеспечиваются за счет включения разных зон, главным образом, левого полушария. Действительно, при восприятии написанных слов основные очаги возбуждения находятся в затылке – в первичной проекционной и вторичной ассоциативной зонах; при этом охватываются как левое, так и правое полушария. Судя по этим данным, зрительный «образ» слова формируется в затылочных областях. Семантический анализ слова и принятие решения в случае смысловой неоднозначности осуществляются, главным образом, при активном включении передних отделов левого полушария, в первую очередь фронтальной зоны. Предполагается, что именно эта зона связана с нервными сетями, обеспечивающими словесные ассоциации, на основе которых программируется ответное поведение.

При звуковом восприятии слов, как показывает позитронная эмиссионная томография, активируются две зоны; первичная слуховая и височно-теменная. По-видимому, левая височно-теменная зона непосредственно связана с операцией фонологического кодирования, т.е. воссоздания звукового образа слова. При чтении (восприятии письменных знаков) эта зона, как правило, не активируется. Однако усложнение словесных заданий,

предъявляемых в письменном виде, может повлечь за собой и фонологические операции, которые связаны с возбуждением височно-теменной зоны.

Таким образом, даже относительно простая лексическая задача, связанная с восприятием и анализом слов, требует участия целого ряда зон левого и частично правого полушарий. В связи с этим возникает один из самых важных вопросов о том, какая структура мозга организует такую циркуляцию сенсорных импульсов. Не исключено, что это врожденный механизм, подобный сложнейшим инстинктам, наблюдаемым у животных.

Речь и двигательные акты. Модель Вернике-Гешвинда дает возможность понять связь между речью и двигательными актами. Например, этапы нейронной обработки информации у человека, получившего словесную команду «поднять правую руку», выглядят следующим образом. После того как слова восприняты слуховыми центрами, информация передается в центр Вернике для интерпретации, а затем по дугообразному пучку в левую ассоциативную премоторную кору, где вырабатывается стратегия действия. Она направляется в «область руки» в левой первичной двигательной коре для выполнения. Последовательность этапов при команде «Поднять левую руку» аналогична, только информация должна перейти по мозолистому телу в правую премоторную кору, а оттуда уже в область «руки» в правой двигательной коре. Таким образом, речь и действие тесно связаны, причем, исходя из схемы путей обработки информации, левое полушарие доминирует в отношении не только речи, но и двигательных актов, т.к. левая премоторная кора участвует в выработке любого движения независимо от того, выполняется оно правой или левой стороной тела. В целом, модель Вернике-Гешвинда позволяет понять происхождение моторной апраксии, т.е. нарушения последовательности отдельных движений при выполнении сложных двигательных актов. Исходя из последовательности обработки информации, рассмотренной выше, афазии часто сопровождаются расстройствами двигательной активности. Во-первых, это обусловлено неправильным пониманием словесных команд (особенно при сенсорной афазии), а во-вторых, при поражениях левой и правой премоторной ассоциативной коры или соединяющих их путей формирование стратегии действий протекает неполно. Природа и степень тяжести различных форм апраксии во многом зависят от местоположения и размеров очага поражения.

Речь и межполушарная асимметрия. Этот вопрос, в связи с известным феноменом асимметрии мозга, заслуживает большого внимания, так как является ключом к пониманию проблемы сознания и бессознательного. В отношении речи он изучается в трех аспектах – морфологическом (исследования особенностей строения центров речи), функциональном (изучение состояния речи при временном разобщении правого и левого полушария) и клиническом (наблюдения за больными с «расщепленным мозгом»). Все эти исследования показывают, что между двумя полушариями мозга существуют четкие различия в обеспечении речевой деятельности.

Гистологические исследования строения симметричных зон коры, имеющих отношение к обеспечению речи, показали, что длина и ориентация сильвиевой борозды в правом и левом полушариях разная, а ее задняя часть, образующая зону Вернике, у взрослого праворукого человека в левом полушарии в семь раз больше, чем в правом.

Для установления специализации полушарий по отношению к речи используют так называемый метод Вада (избирательный «наркоз полушарий»). Для этих целей в одну из сонных артерий на шее вводится раствор снотворного (амитал-натрий). С током крови снотворное попадает в соответствующее полушарие и оказывает на него свое действие. Во время теста испытуемый лежит на спине и считает вслух. При попадании препарата в речевое полушарие наступает пауза, которая в зависимости от введенной дозы может длиться 3–5 мин. В противоположном случае задержка речи длится всего несколько секунд. Этот метод, дающий возможность избирательно на непродолжительное время «выключать» каждое полушарие, позволил установить, что речевые функции у правшей локализованы преимущественно в левом полушарии и лишь у 5% из них речевые центры находятся в правом полушарии. Левши в 70% случаев тоже имеют речевые зоны в левом полушарии, но у 15% они находятся в правом полушарии; еще у 15% полушария не имеют четкой функциональной специализации по речи.

Важным методом функционального «расщепления» мозга явился метод дихотического прослушивания. Сущность его заключается в одновременном предъявлении различных акустических сигналов в правое и левое ухо и последующем сравнении эффектов восприятия. Дело в том, что информация от каждого уха к слуховым центрам идет по двум путям – по мощному контрлатеральному пучку и по более слабому – ипсилатеральному пучку (например, от правого уха по мощному пучку она направляется к левому полушарию, а по ипсилатертально-му пучку – к правому). Когда речевые сигналы подаются одновременно – с правого и левого уха, то информация по ипсилатеральным путям «нейтрализуется». Поэтому конечный эффект зависит от того, где находятся центры речи, так как от слуховых центров информация должна достигать речевых центров, прежде всего центра Вернике, а затем – центра Брока. Если у человека эти центры находятся в левом полушарии, то в этом случае информация от правого уха быстрее поступает к центрам речи и быстрее вербализуется. Информация же, поступающая в правое полушарие, для осознания должна через волокна мозолистого тела вернуться к левому полушарию, в связи чем ее вербализация наступает позже. Принцип этого популярного сегодня метода иллюстрирует модель слуховой асимметрии у нормальных людей (Д. Кимура). При моноуральном предъявлении стимула (слог «ба») на левое ухо информация передается к правому полушарию по контралатеральным путям и к левому полушарию по ипсилатеральным путям. Испытуемый правильно называет слог «ба». При моноуральном предъявлении стимула (слог «га») на правое

ухо информация посылается к левому полушарию по контрлатеральным путям и к правому полушарию по ипсилатеральным путям. Испытуемый правильно называет слог «га». При ди-хотическом предъявлении передача в ипсилатеральных путях подавлена. Поэтому слог «га» поступает только к левому (речевому) полушарию и поэтому сразу же осознается, а слог «ба» вначале достигает правого полушария, и лишь потом – левого, поэтому он идентифицируется обычно хуже, чем слог «га».

В результате многочисленных экспериментов было установлено, что в условиях конкуренции между правым и левым слуховыми каналами наблюдается преимущество уха, контралатерального полушарию, доминирующему в обработке предъявляемых сигналов.

Поскольку подавляющее большинство людей праворуки, центр речи у них, как правило, сосредоточен в левом полушарии, для них свойственно преобладание правого слухового канала. Это явление носит специальное название – эффект правого уха. В целом, удалось показать методом дихотического прослушивания, что у правшей чаще всего (не менее 80%) речевым полушарием является левое.

Этот же метод позволил В.П. Морозову с соавторами в 1988 году предложить модель обработки речевых сигналов в слуховой системе человека. Модель предполагает, что каждое полушарие мозга имеет два блока – блок обработки сигналов и блок принятия решения. При этом в левом полушарии блок обработки выделяет сегменты сигнала, связанные с лингвистическими единицами (фонемами, слогами), определяет их характеристики (спектральные максимумы, шумовые участки, паузы) и осуществляет идентификацию сегментов. В правом полушарии блок обработки сопоставляет паттерн предъявляемого сигнала с хранящимися в памяти целостными эталонами (они хранятся в сжатой форме). Словарь целостных эталонов организован по ассоциативному типу, а поиск эталонов осуществляется на основе вероятностного прогнозирования. На базе полученных результатов блок принятия решения соответствующего полушария формирует лингвистическое решение. При этом в процессе обработки речевых стимулов возможен обмен информацией между аналогичными блоками обоих полушарий и между блоками обработки и принятия решения в каждом из полушарий; это обеспечивает промежуточную оценку и возможность коррекции. Таким образом, согласно этой модели, в каждом полушарии параллельно идет процесс распознавания сигнала, но на основе разных принципов. Левое полушарие осуществляет посегментный анализ речевого сигнала, правое использует целостный принцип анализа на основе сравнения акустического образа сигнала с хранящимися в памяти эталонами.

В целом, многочисленные данные литературы сегодня дают основание считать, что левое полушарие обладает способностью к речевому общению и оперированию другими формализованными символами (знаками), хорошо «понимает» обращенную к нему речь, как устную, так и

письменную, и обеспечивает грамматически правильные ответы. Оно доминирует в формальных лингвистических операциях, свободно оперирует символами и грамматическими конструкциями в пределах формальной логики и ранее усвоенных правил, осуществляет синтаксический анализ и фонетическое представление. Оно способно к регуляции сложных двигательных речевых функций и обрабатывает входные сигналы, по-видимому, последовательным образом. Это полушарие управляет тонким артикуляционным аппаратом, а также высокочувствительными программами различения временных последовательностей фонетических элементов. Вся переработка речевой информации левым полушарием обеспечивается специальными программами (морфофункциональными комплексами), передаваемыми по наследству.

Однако в отличие от правого полушария левое не различает интонации речи и модуляции голоса, не чувствительно к музыке как к источнику эстетических переживаний (хотя и способно выделить в звуках определенный устойчивый ритм) и плохо справляется с распознаванием сложных образов, не поддающихся разложению на составные элементы. Так, оно не способно к идентификации изображений обычных человеческих лиц и неформальному, эстетическому восприятию произведений искусства. Со всеми этими видами деятельности успешно справляется правое полушарие.

Электрофизиологические корреляты речевых процессов. Уникальные исследования электрической активности нейронов человека с помощью вживленных электродов, проведенные Н.П. Бехтеревой с сотрудниками (1985), выявили, что при восприятии, фонем, слогов, слов и их сочетаний в мозговых структурах формируются специфические электрические паттерны, характеризующиеся определенной пространственной и временной организацией. В этих электрических процессах выделяются физические (акустические) и смысловые (семантические) компоненты. Выявлены специфические паттерны для отдельных гласных и согласных фонем, для отдельных слогов и слов. Оказалось, что паттерны слова зависят от его смыслового содержания, а также от той формы, в которой кодируется слово (развернутая или компрессированная). При этом анализ акустических, семантических и моторных характеристик воспринимаемых и воспроизводимых слов происходит в различных регионах коры больших полушарий, что свидетельствует о специализации разных зон мозга для осуществления различных речевых операций.

При ЭЭГ – исследованиях установлено, что речевая деятельность характеризуется изменением пространственной синхронизации электрических процессов. В начальные периоды восприятия и узнавания слова наиболее активны лобные, центральные и височные зоны левого полушария, а также заднетеменные и центральные области правого.

Затем фокус электрической активации перемещается в затылочные области, сохраняясь при этом в правых заднетеменных и передневисочных

областях. Подготовка к артикуляции и произнесение слов про себя сопровождается повышенной активацией переднецентральных областей.

Очень важные сведения получены при исследовании вызванных потенциалов (или ССП). В частности, на основании анализа позднего компонента (P_{300}), который отражает этап принятия решения, было установлено, что скорость обработки информации в правом полушарии выше, чем в левом. На основании этих данных сформулировано представление о том, что в правом полушарии осуществляется зрительно-пространственный, досемантический анализ словесных раздражителей (т.е. чтение букв без их понимания), на основании которого в левом полушарии совершается осмысление прочитанного, т.е. семантический анализ слова.

Другой не менее интересный факт, полученный при анализе вызванных потенциалов, заключался в том, что их конфигурация и амплитудные характеристики при восприятии слова зависят от смыслового содержания (например, на слово «огонь» в разном контексте), особенно эти различия характерны для левого полушария.

Важным также является анализ отрицательного компонента вызванного потенциала – N_{400} (или N^), который, начинаясь после 250 мс, достигает максимума при 400 мс. Установлено, что он отражает процесс принятия лексического и логического решения, а его амплитуда возрастает всякий раз, когда воспринимаемый текст содержит явные алогизмы, или решаемая задача, например, классификация признаков, достаточно сложная.

Возможные механизмы формирования субъективного переживания речевой функции (способности слышать внешнюю и внутреннюю речь). Ранее полагали, что внутренняя речь основана на проприоцептивных ощущениях, возникающих при небольшом непроизвольном сокращении артикуляционных мышц во время вербального мышления. Однако эта гипотеза еще в 1947 году была отвергнута: при введении добровольцам больших доз курареподобных препаратов, полностью блокировавших сокращение мышц, возможность думать и использовать внутреннюю речь у них не изменялась.

А.М. Иваницкий, а также Д. Эделмен считают, что механизм обеспечения психических переживаний для речевых функций – внутримозговой. Он связан с процессами информационного синтеза и возвратом потоков импульсов в проекционные зоны. В частности, при слуховом восприятии словесных сигналов или внутренней речи возврат возбуждения происходит в височную кору – это обеспечивает внутреннее звучание слов. При чтении слов возврат происходит в зрительную кору, что обеспечивает их видение. Действительно, М. Познер и М. Ротбарт (1994) показали, что при анализе сложных сигналов, включая слова, первоначально происходит активация задних отделов коры, затем – лобной коры, а потом вновь – задних отделов коры, что свидетельствует о возвращении возбуждения в проекционную кору.

Специализация полушарий в онтогенезе. Согласно концепции прогрессивной латерализации, специализация полушарий существует уже с момента рождения. Это подтверждается данными морфологов – даже у плода выявляются проявления межполушарной асимметрии в морфологическом строении будущих речевых зон. У новорожденных имеются анатомические различия между левым и правым полушариями – сильвиева борозда слева существенно больше, чем справа. Следовательно, можноговорить о том, что структурные межполушарные различия в известной степени являются врожденными.

Получены и данные о функциональной речевой асимметрии у новорожденных – амплитудные характеристики ЭЭГ-ответа у младенцев на звуки человеческой речи были в 90% случаев выше в левом полушарии, а в ответ на шум и аккорды музыки – в правом полушарии. Все это подтверждает концепцию исходной «речевой» специализации левого полушария у праворуких.

Однако согласно концепции эквипотенциальности полушарий, у новорожденного отсутствуют признаки асимметрии мозга, в том числе и речевой асимметрии. Эту концепцию, в определенной степени, подкрепляют данные о высокой пластичности мозга ребенка и взаимозаменяемости симметричных отделов мозга на ранних этапах развития. Действительно, при повреждении речевых зон левого полушария в ранний период жизни выполнение их функций могут взять на себя симметричные отделы правого полушария. Если по медицинским показаниям у младенцев удаляют левое полушарие, то развитие речи не прекращается и, более того, идет без видимых нарушений, что также связано с переносом центров речи в правое полушарие. Однако все это возможно только на ранних стадиях развития, когда нервная система обладает высокой пластичностью. По мере созревания пластичность снижается и наступает период, когда замещение становится невозможным.

В целом, все исследователи сходятся в одном: у детей, особенно в дошкольном возрасте, правое полушарие играет значительно большую роль в речевых процессах, чем у взрослых. Однако прогресс в речевом развитии связан с активным включением левого полушария. Не исключено, что обучение языку играет роль пускового механизма для нормальной специализации полушарий. Если в должное время овладение речью не происходит, области коры, в норме предназначенные для речи и связанных с ней способностей, могут претерпевать функциональное перерождение. В связи с этим возникло представление о сензитивном периоде освоения речи, который охватывает довольно длительный период онтогенеза – все дошкольное детство; при этом пластичность нервных центров постепенно уменьшается и утрачивается к началу полового созревания. Кроме того, к 7–8 годам формируется преимущество правого полушария в восприятии эмоций и в пении.

Развитие речи в онтогенезе. Речь формируется на ранних этапах онтогенеза, в периоде первого детства и совершенствуется на протяжении всей жизни человека. Слово для ребенка до 6 месяцев жизни смыслового значения не имеет и роль словесных воздействий в сравнении с воздействиями реальных раздражителей внешней среды чрезвычайно мала. Например, 5-месячный ребенок на вопрос: «Где мама?» – поворачивает голову в сторону матери не потому, что он связывает данное словесное раздражение с образом матери, а потому, что на его организм воздействует целый комплекс условных раздражителей – положение тела, звуковая аранжировка вопроса, интонация и тембр голоса спрашивающего. Изменение параметров хотя бы одного из этих раздражителей предотвращает рефлекс поворота головы. Более того, при данных условиях замена словесного раздражителя на иной, обладающий другим смыслом, например, «Где киса?» вызовет у ребенка такой же поисковый рефлекс, как и вопрос «Где мама?». Но при постоянном повторении сочетаний словесного эквивалента и воздействия конкретного физического раздражителя (образ матери, запах ее тела) роль слова возрастает. В конечном итоге процесс выделения слова в ранг самостоятельного раздражителя в чистом виде завершается к первому году жизни ребенка. Однако на этом этапе онтогенеза слово является только абстракцией от непосредственного раздражителя, но оно еще не является составной частью общности слов. Для того, чтобы слово стало обобщающим показателем, необходимо выработать на него 10–15 условных связей.

Например, если ребенок играет с игрушкой – с куклой, получая при этом только три словесных подкрепления типа «дай куклу», «возьми куклу», «вот кукла», то у него на просьбу принести куклу из группы других, по-разному одетых кукол, ответ будет стереотипным – он принесет только ту куклу, с которой он все время играл. Но если при игре ребенка с куклой ему дается много словесных подкреплений типа «вот кукла», «возьми, дай, положи, накорми, покатай, одень, уложи спать» и т.д., то в конечном итоге слово «кукла» станет обобщающим для всех подобных данной кукле игрушек и такой ребенок на просьбу «принеси куклу» выберет из множества игрушек не только куклу, с которой он играл, но и все другие куклы. Слово «кукла» стало обобщающим.

Уровень обобщений непостоянен, он все время возрастает на базе речевой деятельности, приобретения навыка письма, чтения, овладения иностранными языками. После 10 лет способность к развитию нейронных сетей, необходимых для построения центров речи, снижается.

Стадии развития речи. В первые недели жизни происходит формирование условных рефлексов на раздражители первой сигнальной системы. В возрасте более 6 месяцев вырабатываются условные рефлексы на словесные раздражители. К 1 году – слово представляет собой обозначение конкретного предмета, то есть является интегратором первого порядка. С 1 года до 2 лет слово является сигналом сигналов, то есть интегратором второго

порядка. К 3 годам слово становится интегратором третьего порядка (игрушка, цветы, животные и т.д.).

Схематически становление второй сигнальной системы в онтогенезе и совершенствование ее связей с первой сигнальной системой можно представить следующим образом:

Новорожденный ребенок: наличие связей Н-Н (непосредственный раздражитель – непосредственный ответ).

Ребенок до 1 года: связи Н-Н, С-Н (словесный раздражитель – непосредственный ответ).

Ребенок 1–2 года: связи Н-Н, С-Н, Н-С (непосредственный раздражитель – словесный ответ).

Ребенок после 2 лет: связи Н-Н, С-Н, Н-С, С-С (словесный раздражитель – словесный ответ).

Так становится и так совершенствуется вторая сигнальная система действительности, являющаяся основой словесно-логического, абстрактного мышления человека.

Становление второй сигнальной системы и формирование доминантности по речи левого полушария протекает при условии нахождения ребенка в человеческой социальной среде в периоды раннего или первого детства – без этого человеческая речь не формируется. Науке известно около 30 случаев воспитания детей в период раннего детства вне человеческого общества (среди волков или леопардов), но ни в одном из случаев при возвращении ребенка в человеческое общество формирование членораздельной речи и на ее основе сознания не происходило. Типичным примером является история жизни двух сестер – Амиллы и Камиллы, похищенных семейством волков в возрасте 2 и 4 года и возвращенных в человеческое общество через четыре года.

До того, как начать говорить, ребенок должен научиться понимать в среднем 50–100 слов. Словарный запас годовалых детей не превышает 10–12 слов, двухлетних детей – 250–300 слов, трехлетних – 500–1500 слов (в среднем – 1000). К 4–5 годам речь многих детей практически не отличается от речи взрослых.

Наблюдения показывают, что не следует ускорять естественное развитие речи маленького ребенка. Время, когда ребенок заговорит, в определенных границах не имеет значения. Начав говорить позже сверстников, ребенок может потом очень быстро наверстать упущенное. Психологи считают, что нельзя сводить общение с ребенком (даже очень маленьким) к односложным названиям («кукла», «ложка»). Ребенок, с которым постоянно разговаривают по типу «вещь-слово» может долго задержаться на этой стадии освоения речи. Он привыкает просто повторять за взрослым название предметов. Не следует заменять живую беседу с ребенком улыбками, жестами, мимикой или сводить речь к восклицаниям, пользоваться упрощенными «детскими» словами, так как овладевая речью, ребенок, прежде всего,

запоминает то, что говорят ему взрослые. При этом очень важно, чтобы речевое общение доставляло малышу радость и удовольствие. Если ребенок чрезмерно быстро осваивает речь, то не следует его перегружать информацией, чтобы избежать переутомления и перевозбуждения.

Физиологические основы фонации. Гигиена голоса. Фонация – это озвучивание речи. Голос образуется в гортани: струя выдыхаемого из легких воздуха, проходя через сомкнутые голосовые связки, вызывает их колебания. Возникающий при этом слабый звук заданной частоты усиливается затем верхним резонатором, который представляет собой полость рта, глотки, носа и придаточных пазух. Благодаря этому резонатору голос приобретает индивидуальную окраску (тембр). В зависимости от напора выдыхаемой струи, сопротивления голосовых связок и амплитуды их колебаний голос может быть сильным или слабым. Длина и частота звуковых волн обуславливает высоту голоса.

Морфологически гортань как основной орган голосообразования представлена хрящами (перстневидным, щитовидным и черпаловидными), мышцами (перстнещитовидной, перстнечерпаловидной латеральной и задней, черпаловидными и голосовыми), голосовыми связками, а также нервами, представленными двумя веточками блуждающего нерва – верхним гортанным, иннервирующим перстнещитовидную мышцу, и нижним гортанным, или возвратным, нервом, который иннервирует все остальные мышцы гортани. Собственно голосовой аппарат – это полость гортани между складками преддверия и голосовыми связками. Голосовые связки состоят из эластических и мышечных волокон; одним концом они прикреплены к середине внутренней поверхности щитовидного хряща, а другим – к голосовым отросткам черпаловидных хрящей. Высота голоса определяется длиной голосовых связок: у тенора и сопрано они короткие, у баритона, баса и меццо-сопрано они длинные.

При вдохе голосовая щель расширяется за счет расхождения голосовых отростков черпаловидных хрящей, а при фонации – связки предельно смыкаются, т.е. голосовая щель уменьшается. Величина просвета голосовой щели определяется состоянием мышц. Расширение осуществляется за счет сокращения парной задней перстнечерпаловидной мышцы: один ее конец прикреплен к задней поверхности перстневидного хряща, а второй – к задней поверхности мышечных отростков черпаловидных хрящей; поэтому при ее сокращении голосовые отростки черпаловидных хрящей расходятся и голосовая щель расширяется. Сужение голосовой щели осуществляется при участии трех мышц. Это непарная поперечная черпаловидная мышца, а также латеральные перстнечерпаловидные мышцы и косые черпаловидные мышцы. Поперечная черпаловидная мышца при своем сокращении сближает голосовые отростки черпаловидных хрящей, в результате чего голосовые складки полностью смыкаются; это способствует усилению и повышению тембра голоса. Чем сильнее смыкаются складки, тем короче отрезок

голосовой связки, воспроизводящий высокий звук. Латеральные перстне-черпаловидные мышцы начинаются на боковой поверхности перстневидного хряща и прикрепляются к мышечным отросткам черпаловидных хрящей. При сокращении этих мышц черпаловидные хрящи разворачиваются, и голосовая щель суживается. Косые черпаловидные мышцы находятся между мышечными отростками и верхушкой черпаловидного хряща. При их сокращении черпаловидные хрящи сближаются, и тем самым суживается голосовая щель.

Кроме того, для фонации важны мышцы, меняющие натяжение голосовых связок. Эту функцию выполняют щиточерпаловидные мышцы, в том числе ее отдельный пучок, получивший название голосовой мышцы. Голосовая мышца выделяется как самостоятельная мышца с 7 лет; она проходит в толще голосовой складки от щитовидного хряща до черпаловидного хряща. Эта мышца определяет высоту голоса. При старении она атрофируется, в результате чего голос слабеет и сокращается его диапазон.

Согласно миоэластической теории образования звука, частота колебаний голосовых связок зависит от количества импульсов, идущих от нейронов коры больших полушарий – в результате сокращения косо идущих волокон голосовых связок происходит активное временное размыкание голосовой щели, что определяет частоту колебаний связок, а, следовательно, и высоту голоса. Сила звука определяется интенсивностью воздушной струи, т.е. работой дыхательного аппарата. Регуляция высоты звука осуществляется за счет сигналов, идущих от нейронов, локализованных в полях 44, б и 8, находящихся в лобной доле; эти сигналы поступают в дыхательный центр и одновременно к двигательному ядру блуждающего нерва. В результате этого изменяется дыхательный цикл и происходит натяжение (до необходимой величины) голосовых связок, а также сужение голосовой щели. Возникающий звук контролируется слуховым и двигательным анализаторами, благодаря чему (с участием канала обратной связи) высота звука достигает необходимого значения.

Для красивого звучания важен тип дыхания. Это имеет принципиальное значение для певцов, драматических артистов. В XIX веке основной акцент был сделан на грудной тип дыхания; например, именно этот тип дыхания был принят в Парижской консерватории. В последующем на вооружение был взят грудно-брюшной тип дыхания как более рациональный.

Частотный диапазон голоса зависит от голосового аппарата. У баса он составляет в среднем 44–310 Гц, у баритона – 76–331 Гц, у теноров – 138–512 Гц, у альта – 191–562 Гц, у меццо-сопрано – 234–605 Гц, сопрано – 256–1024 Гц. Кроме основного тона в звуке присутствуют обертоны, т.е. частоты, превышающие основной тон в 3, 4, 5... раз. Они создают неповторимость, индивидуальность голоса, т.е. его тембр.

Форсирование голоса, большая голосовая нагрузка приводит нередко у представителей речевых профессий к воспалению голосовых связок

(«катар усталости», острый ларингит, хронический ларингит), а также к развитию функциональных заболеваний голосового аппарата – дисфонии и афонии. Последние являются результатом нарушения деятельности нейронов коры больших полушарий, управляющих фонацией, т.е. проявлением невроза. Среди дисфонии выделяют особую форму нарушения голоса – фоноастению, которая часто наблюдается у преподавателей и является результатом выраженного утомления. Возможны также нейрогенные парезы и параличи голосовых мышц, что приводит к дисфонии или афонии.

Голосовой аппарат чрезвычайно чувствителен к различным гормонам, включая половые. При гипертиреозе имеет место повышенная утомляемость голосового аппарата, осиплость, а также нарушение тембра и силы звука. При недостаточной продукции адреналина наблюдается несмыкание голосовой щели.

При мутации голоса, связанной с половым созреванием, связочный аппарат становится очень чувствительным к различным травмам, что требует бережного отношения к голосу. При менструации у женщин возникает катаральное (отечное) состояние голосовых связок (менструальная ларингопатия). Это сопровождается сухостью и першением в горле, что приводит к осиплости, огрублению голоса и быстрому утомлению; в этот период высока опасность травмируемости связочного аппарата. В климактерическом периоде голос становится грубым, похожим на мужской.

У работников речевых профессий высока вероятность нарушений голосового аппарата – в 40% случаев у них наблюдаются те или иные нарушения. Во многом это связано с неправильным использованием голосового аппарата, т.е. с отсутствием правильной постановки голоса, с чрезмерным перенапряжением, а также в связи с развитием невроза. Поэтому необходимо соблюдать определенные правила пользования голосовым аппаратом, т.е. гигиену голоса.

При разговоре следует голову держать прямо – этим создаются благоприятные условия для фонации. Говорить нужно легко, плавно, без усилий, в привычном темпе и с привычной высотой. Считается, что для голосового аппарата особенно вреден крик: 5-минутный крик может привести к непоправимому повреждению голосовых связок. Визг, громкие радостные возгласы, кашель, откашливание, чихание – все это также нарушает функции голосового аппарата. Форсирование голоса, таким образом, является повреждающим фактором. Поэтому нецелесообразно стараться перекричать шум в аудитории, Считается, что при диалоге расстояние между собеседниками не должно превышать 1 м. В гигиенических целях нужно снижать голосовые нагрузки в период мутации, при менструациях, при заболеваниях голосового аппарата (ларингиты, дисфонии). Для сохранения голоса речь или пение лучше осуществлять в положении стоя. Для работников речевых профессий необходим профессиональный отбор, а также постановка голоса, т.е. обучение рациональным методам фонации. Следует помнить, что

в холодные дни педагогу нельзя сразу же после окончания уроков выходить на улицу; в этом случае желательно 10-15 минут побыть в помещении. Не рекомендуется в холодные дни быстро ходить по улице после речевой нагрузки, так как в этом случае возрастает вентиляция легких, и не рекомендуется говорить. Известно, что сухой воздух в помещениях отрицательно влияет на голосовой аппарат, поэтому следует поддерживать необходимую влажность воздуха в помещении путем его увлажнения.

Работникам речевых профессий не рекомендуется употребление в пищу острых продуктов (перец, хрен, горчица), так как они раздражают слизистую оболочку глотки и гортани; прием пищи должен проводиться не менее чем за 2–3 часа до речевой нагрузки. Известно, что у преподавателей с 10-летним стажем педагогической работы значительное утомление голосового аппарата возникает, если преподавание ведется в пределах 3–4-часов с 15-минутными перерывами, а полное восстановление голоса происходит лишь за 1 час голосового покоя. Если стаж превышает 10 лет, то утомление наступает через 2–3 часа нагрузки, а восстановление – спустя 2 часа. Поэтому необходимо регламентировать речевую нагрузку и отдых. Работники речевых профессий должны чувствовать приближающееся утомление голосового аппарата и вовремя предоставить ему отдых. Курение и алкоголь отрицательно влияют на состояние голосового аппарата. Укреплению голосового аппарата способствуют занятия оздоровительной физкультурой, в том числе гимнастикой, легкой атлетикой, теннисом, волейболом, плаванием, туризмом, т.е. теми видами спорта, которые совершенствуют работу дыхательного аппарата.

В процессе онтогенеза фонация, как и артикуляция, развивается за счет имитационных рефлексов, т.е. за счет подражания. Поэтому если у взрослых или детей, окружающих ребенка, имеется дефект речи, то у ребенка тоже будут некоторые нарушения в голосовой функции. Например, у крикливой матери и ребенок говорит на повышенных тонах. Дети особенно подражают любимому учителю.

Физиологические основы артикуляции. Артикуляция представляет собой формирование резонансной полости за счет положения языка, челюстей и мягкого неба, что достигается работой соответствующих мышц. Жевательная мускулатура управляется двигательными волокнами тройничного (V пара) нерва, мышцы мягкого неба – языког-лоточным (IX пара) нервом и блуждающим нервом (X пара), а мышцы языка – подъязычным нервом (XII пара). Результатом деятельности этих мышц, инициируемой под влиянием импульсов, идущих от полей 44, 6 и 8, является возникновение форманты, т.е. усиление, или резонанс. В каждой гласной – две форманты. Одна связана с резонансом глотки, а вторая связана с резонансом ротовой полости. Согласные звуки образуются в результате прохождения струи воздуха через разнообразные сужения, образующиеся во время речи в ротовой части глотки. Губные согласные – б, п; в передней части полости рта образуются

такие согласные как д, л, с, т, в средней части – р, ш, в задней части полости рта – к, г, х. Согласные буквы придают четкость речи.

Нарушение артикуляции, лечение косноязычия осуществляет логопед, постановку голоса – фонопед, лечение нарушений голоса – фониатр или, при его отсутствии – отоларинголог.

Эволюционные аспекты речи

Вопрос о происхождении речи и языка представляет большой интерес, так как его решение во многом расширяет наши представления о механизмах речи. Л.А. Орбели считал, что вторая сигнальная система человека (как способность к абстрактному мышлению) и речевые сигналы (как инструмент второй сигнальной системы) не могли внезапно возникнуть в ходе эволюции, а должны были иметь какие-то предпосылки и промежуточные этапы развития.

Совершенно очевидно, что животные не обладают способностью говорить. Но зачатки речи наблюдаются у ряда животных. Известно, что некоторые животные могут с поразительной точностью имитировать звуки человеческой речи. Однако, имитируя речь, животные не способны придавать словам новые значения. Поэтому произносимые животными слова нельзя назвать речью. При этом лишь некоторые животные обладают речевым аппаратом, необходимым для имитации звуков человеческой речи. В экспериментах, однако, показано, что у большинства животных отсутствует инвариантное восприятие фонем, свойственное людям.

Опыт общения людей с животными показывает, что большинство млекопитающих может научиться понимать значения многих слов и фраз. Но это понимание не представляет собой настоящего речевого общения. Животное никогда не сможет обучиться синтаксическим правилам языка, то есть, услышав новое предложение, оно не сможет провести его синтаксический анализ, выявить подлежащее и сказуемое, использовать его в другом контексте.

Известно, что животные общаются между собой с помощью языка жестов и звуков, каждый из которых имеет свое жестко фиксированное значение. В большинстве случаев такой знак представляет собой врожденную реакцию на конкретную ситуацию, а реакция другого животного на этот знак также обусловлена генетически.

У высших животных существуют свои врожденные виды коммуникации, в том числе обонятельная, акустическая, зрительная и тактильная. Их совокупность составляет для каждого вида животного свой «язык». Посредством этого «языка» происходит общение животных друг с другом, обмен информацией между ними. До недавнего времени считалось, что «язык» животных (например, звуковой) является эмоциональным языком, т.е. с его помощью может быть передана информация только об эмоциональном состоянии конкретной особи после воздействия на нее того или иного раздражителя, но не о свойствах или характеристиках этого раздражителя. Таким

образом, ученые полагали, что основным различием мышления человека и животных является невозможность животных производить абстрагирование характеристик раздражителя и, следовательно, отражать данные абстракции в форме звукового или какого-либо иного сигнала.

Исследования последних лет позволили опровергнуть эти представления. С помощью современной звукозаписывающей техники было показано, что люди не воспринимают слуховым анализатором всю полноту звукового сигнала животных вследствие того, что границы восприятия частоты звукового сигнала у человека находятся на уровне 20 кГц, тогда как звуковые сигналы многих животных имеют ультразвуковые характеристики, т.е. достигают 25 кГц и более (например, дельфины общаются между собой на частоте от 200 кГц до 400 кГц). При особом (в замедленном темпе) воспроизводстве записанного на магнитную пленку звукового сигнала животного можно получить представление о большой его сложности по сравнению с тем, что воспринимается ухом человека. Этим методом было установлено, что звуковые сигналы животных несут в себе информацию о конкретных свойствах раздражителя. Это означает, что животные способны не только производить абстрагирование раздражителя, но и вкладывать информацию об этом в форму специфического звукового сигнала. Оказалось, что человек при известном опыте общения с животными может переводить эти сигналы на свой язык, может понимать их. Например, из воя волков канадской тундры можно уловить информацию о появлении человека в их поле зрения, о направленности передвижения оленьих стад и их численности. В крике ворона опытное ухо человека улавливает информацию о бегущем по лесу звере, идущем человеке, о наличии у него ружья. Дельфины, для общения друг с другом используют язык свистов. Лилли в своей книге «Человек и дельфин» показал, что посредством свиста дельфины могут передавать информацию о необходимости изменения поведения. Отметим, что язык свистов присущ и человеку. Например, жители горных районов Турции и Европейских Альп используют его для общения между собой, находясь на больших расстояниях друг от друга.

Естествоиспытатели неоднократно предпринимали попытки обучения высших обезьян человеческой речи. Но долгое время эти попытки были неудачны. Поэтому сформировалось представление об отсутствии способности к абстрагированию даже у таких высокоорганизованных животных. Однако истинная причина неудач заключается в другом. Оказалось, что голосовой аппарат обезьяны по своему строению отличается от голосового аппарата человека. Поэтому обезьяны не способны формировать звуковые сигналы, сходные со звуками человеческого голоса. Учитывая это обстоятельство, американские зоопсихологи супруги Гартнер попытались обучить молодую самочку шимпанзе по кличке Уошо языку жестов глухонемых. Результаты превзошли все ожидания – «словарный» запас Уошо за несколько месяцев обучения составил около 300 жестов, то есть достиг уровня

словарного запаса полутора-двухгодовалого ребенка. С помощью жестов Уошо свободно общалась с людьми, используя для этих целей даже довольно сложные фразы. Вот пример жестового языка Уошо при желании получить еду, хранящуюся в холодильнике: Уошо жестами показывала – открытый холодный ящик, есть, пить. После рождения у Уошо дочери, мать самостоятельно обучила ее жестовому языку для общения с людьми.

Естествоиспытатель Примак обучил самца шимпанзе по кличке Сарах «разговаривать» с человеком при помощи набора кусочков пластика, каждый из которых имел свой цвет, свою форму и обозначал собой конкретное понятие или предмет. Сарах овладел 170 «словами» – кусочками и с их помощью строил, например, такие фразы: Сарах – положить – абрикос – красная – миска – виноград – зеленая – миска.

Полученные в подобных опытах результаты широко обсуждаются. Многие авторы подчеркивают, что жесты-знаки, используемые человекообразными обезьянами, выполняют только коммуникативную функцию (так, например, комментируется сообщение о способности обезьяны-гориллы по имени Коко пользоваться примерно 370 жестами-знаками), а высшие понятийные формы речи обезьянам недоступны. Оппоненты полагают, что животные не в состоянии складывать из знаков новые предложения, менять порядок жестов-знаков для выражения одной и той же мысли, а точнее, одной и той же потребности. Но, не взирая на различие во мнениях исследователей, можно утверждать, что у животных существует способность к абстрактному мышлению, которая проявляется в их коммуникациях. Следовательно, вторая сигнальная система человека – не только чисто человеческое приобретение. Это подтверждает представление Л.А. Орбели, высказанное почти 50 лет назад, о том, что вторая сигнальная система человека и речевые сигналы постепенно возникли в ходе эволюции. Возможно, что на одном из таких этапов появилась способность формирования абстрактных понятий на довербальном уровне, которая наблюдается у высших обезьян.

Таким образом, возможность абстрактного мышления животных доказана. Но до сих пор неясным остается вопрос о предельных возможностях абстрагирования у животных. Пока ясно одно: если у человека на каждый абстрактный словесный раздражитель могут быть построены абстракции все возрастающего порядка (например, воробей – птица – животное – живая материя – ноосфера и т.д), то высшие животные способны строить абстракции только одного порядка. Поэтому животные, в отличие от человека, не способны строить далеко распространяющееся будущее время, не способны строить план своих индивидуальных действий на далекое будущее и, главное, план коллективных действий. Таким свойством обладает только человек. Например, высшие обезьяны при попытках достать банан, положенный в опыте под тяжелый камень, который обезьяна в одиночку сдвинуть не может, после ряда безуспешных попыток прекращает эту затею, но не зовет на помощь своих сородичей, т.е. она никогда не догадается организовать

совместную деятельность для получения лакомого кусочка. Люди, строя план своей деятельности, решили бы подобную задачу очень легко. Прав был Ф. Энгельс, утверждая, что только членораздельная речь и совместная трудовая деятельность привели к превращению мозга обезьяны в мозг человека современного.

Это свойство человеческой речи – объединение людей в совместной трудовой деятельности – прекрасно осознавали и наши далекие предки. Например, в известной библейской легенде о строительстве Вавилонской башни, посредством которой люди хотели достичь божественных чертогов, бог карает дерзновенных не разрушением самой башни и не умерщвлением ее строителей. Для кары он избирает другой способ – внедрение в уста строителей башни разноязычия, в результате чего люди перестали понимать друг друга. План строительства был утрачен, и завершение строительства башни не состоялось. Разумеется, божественное вмешательство в строительство Вавилонской башни не более чем легенда, но тем не менее в ней прекрасно подчеркнута мысль о значимости речи как объединяющего начала для совместной трудовой деятельности людей.

Итак, вторая сигнальная система человека, являющаяся основой сугубо человеческого словесно-логического мышления, основой человеческого сознания и способом формирования знаний об окружающем мире посредством использования словесных абстракций, отличается от аналогов подобных систем животных возможностью создания необозримого будущего времени, возможностью создания плана действий в этом будущем времени, предельно высоким уровнем абстрагирования, на основе чего становится возможной организация сложных форм совместной трудовой деятельности людей.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейро-биологии: Учебник для студ. биол. спец. вузов. – М. : Академия, 2003. – 464 с.
2. Прищепа И.М.Нейрофизиология: учебное пособие / И.М.Прищепа, И.И. Ефременко. – Минск: Выш.шк., 2013. – 285 с.
3. Андреева Н.Г., Вартанян И.А., Куликов Г.А., Самойлов В.О. Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности. – М.: Академия. – 2009. – 224 с.
4. Малах, О.Н. Сенсорные и речевые системы и их нарушение у детей: курс лекций / О.Н. Малах. – Витебск: Изд-во УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2005. – 205 с.
5. Батуев А.С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем. – Питер. – 2010. – 320 с.
6. Данилова Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности. – М.: Аспект пресс. – 2004. – 373 с.
7. Дедов И.И., Мельниченко Г.А., Фадеев В.В. Эндокринология. – М.: Медицина. – 2010. – 480 с.
8. Кубарко А.И., Переверзев В.А., Семенович А.А. Физиология человека. – Минск: Вышэйшая школа, 2010. – 511 с.
9. Саваневский Н.К., Хомич Г.Е. Физиология поведения. – Минск: Новые знания. – М.; «Инфра – М». – 2012. – 399 с.
10. Саваневский Н.К., Хомич Г.Е. Практикум по физиологии поведения. – Минск: Новые знания. – М.: Инфра – М. – 2012. – 159 с.
11. Смирнов В.М., Свешников Д.С., Яковлев В.Н., Правдивцев В.А. Физиология центральной нервной системы. – М.: Академия, 2008. – 368 с.
12. Столяренко А.М. Физиология высшей нервной деятельности. – М.: Юнити-Дана, 2009. – 464 с.
13. Человек. Анатомия, физиология, психология. Энциклопедический иллюстрированный словарь /под ред. А.С. Батуева, Е.П. Ильина, Л.В. Соколовой. – Спб., 2011. – 612 с.
14. Физиология. Основы и функциональные системы: Курс лекций / под. ред К.В. Судакова. – М.: Медицина, 2008. – 526 с.
15. Физиология человека. В 3-х томах /под ред. Шмидта Р.И., Тевса Г. – М.: Мир, 2005. – 323 с.

Учебное издание

НЕЙРОБИОЛОГИЯ

Курс лекций

Составитель
ЕФРЕМЕНКО Инна Ивановна

Технический редактор *Г.В. Разбоева*
Компьютерный дизайн *В.Л. Пугач*

Подписано в печать 14.05.2021. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 18,14. Уч.-изд. л. 19,89. Тираж 35 экз. Заказ 75.

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий
№ 1/255 от 31.03.2014.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».
210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.